



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

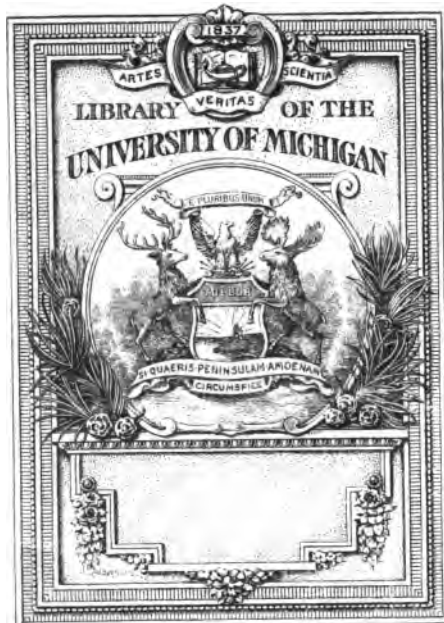
Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.



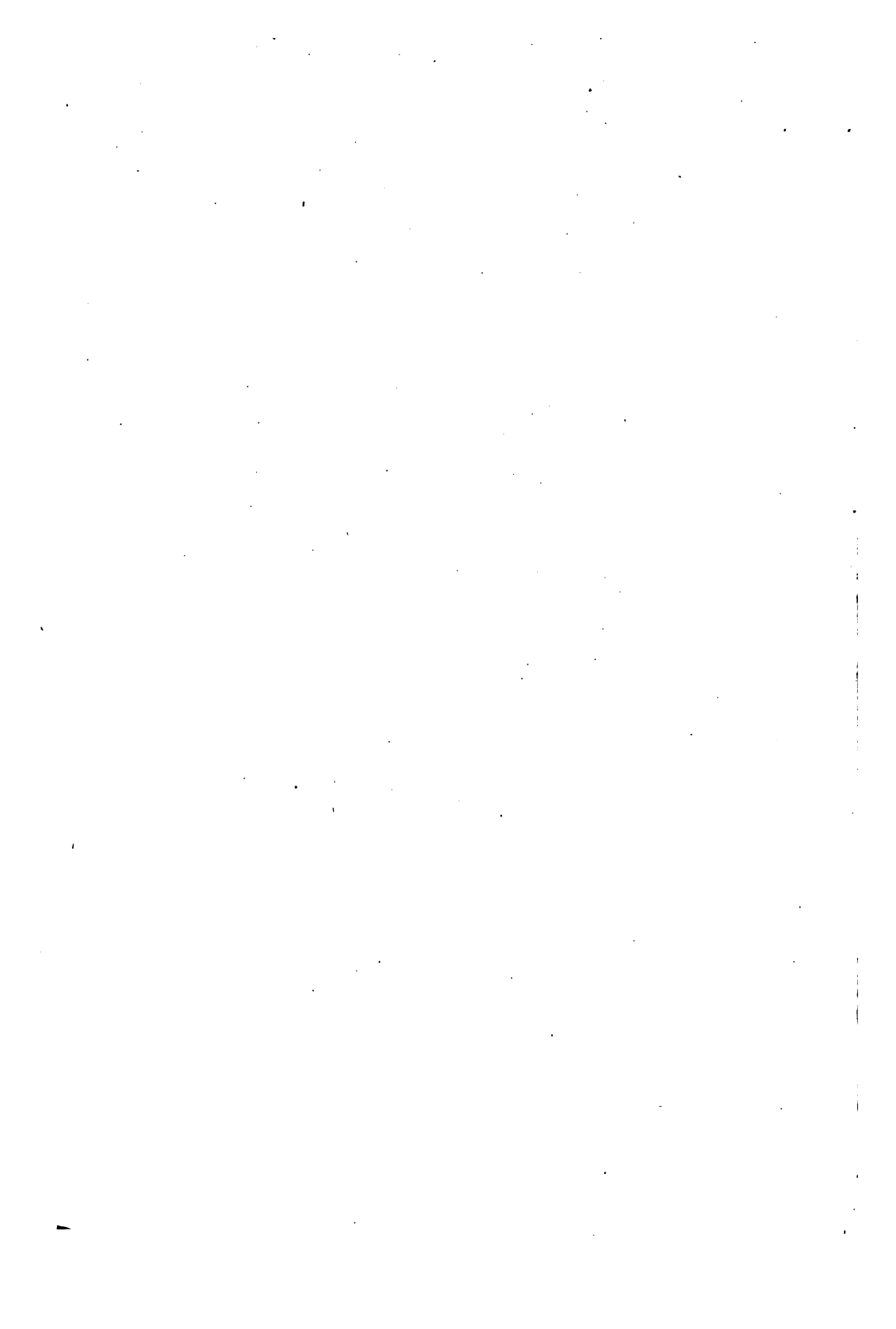
SCIENCE LIBRARY

QK  
711  
.F83

# Pflanzenphysiologie.

---





41.2

Lehrbuch  
der 39381  
**Pflanzenphysiologie**

mit besonderer Berücksichtigung der  
**Kulturpflanzen.**

Bearbeitet von  
*Albert*  
**Dr. A. B. Frank,**  
Professor an der Königl. Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin.

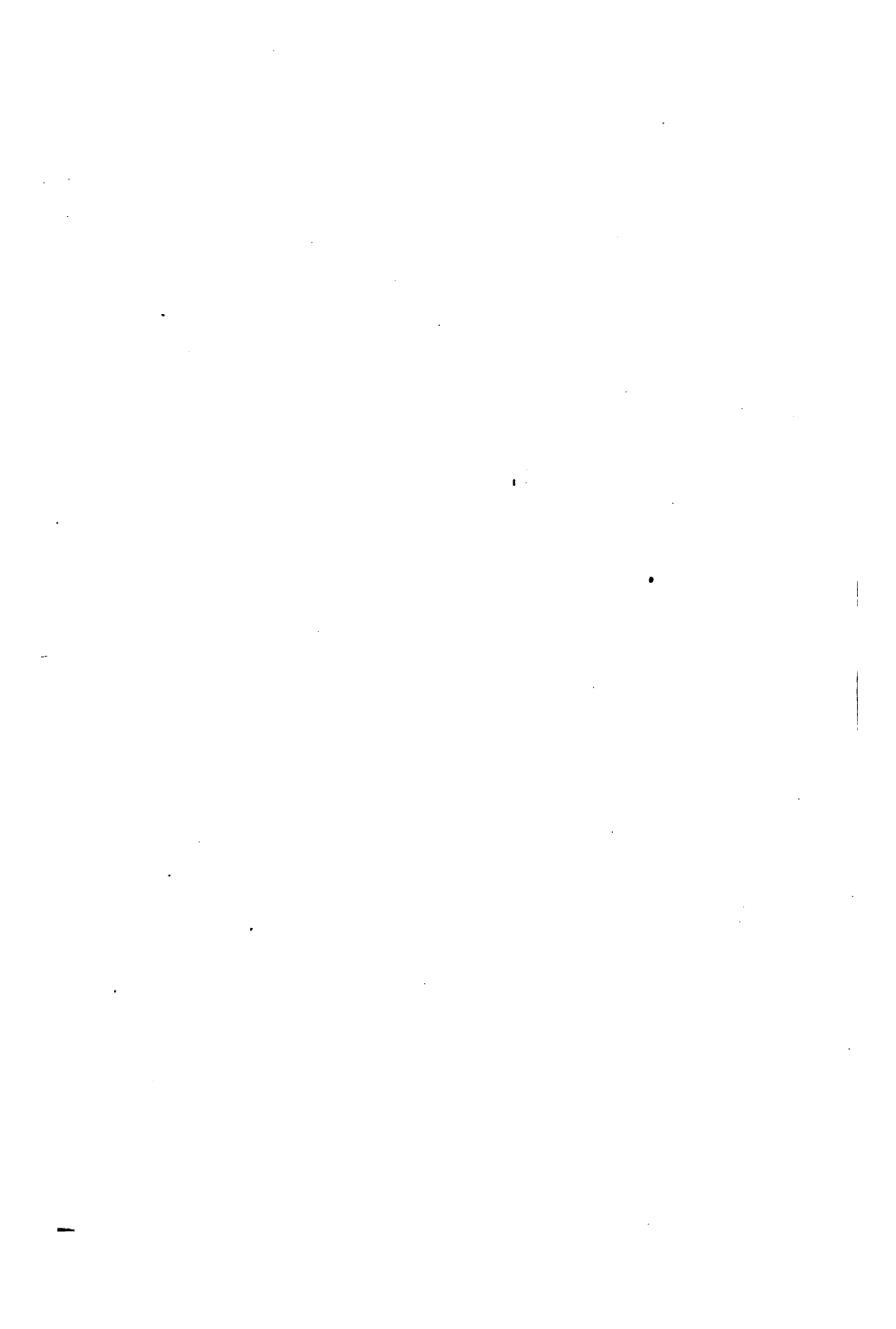


Mit 52 Textabbildungen.

Berlin.  
Verlag von Paul Parey.

Verlagsanhang für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen

1890.



0 Rec. 6-20-38 gln

## Vorrede.

---

Das vorliegende Lehrbuch ist zwar in erster Linie für den Anfänger bestimmt, insbesondere für den Studierenden, der es als Leitfaden bei den Vorlesungen benutzen soll, und für Jeden, der durch Selbstunterricht sich mit den Sätzen der Pflanzenphysiologie vertraut machen will. Aber auch für den Fachgelehrten dürfte dasselbe ein gewisses Interesse haben, da die in der allerneuesten Zeit auf einigen wichtigen Gebieten der Pflanzenphysiologie hervorgetretenen tief eingreifenden Erweiterungen und Umgestaltungen der Ansichten hier nun auch zum ersten Mal in einem Lehrbuche zur Darstellung kommen, und da ich auch manche andere Punkte in einer neuen Auffassung behandelt habe.

Daß man einen Teil der Botanik, die Pflanzenphysiologie, zum besonderen Gegenstande eines Lehrbuches macht, ist ein Bedürfnis unserer Zeit, welches nicht bloß an den Forscher herantritt, der sich auf ein einzelnes Wissensgebiet beschränken muß, sondern auch beim Unterrichte sich gelten macht. Nicht nur an den Universitäten wird mehr und mehr die Pflanzenphysiologie in besonderen Vorlesungen gelehrt, sondern in vielleicht noch höherem Grade hebt man diese Wissenschaft aus dem Gesamtgebiete der Botanik hervor auf den Akademien und auf den mittleren und niederen Fachschulen, welche der Landwirtschaft, der Forstwirtschaft und dem Gartenbau dienen, eben weil hier die Bekanntschaft mit dem Leben der Pflanze zu den unentbehrlichsten Vorkenntnissen gehört.

Ueber die Aufgaben, die ich mir in diesem Buche sowohl in extensiver wie intensiver Beziehung gestellt habe, bemerke ich folgendes. Was die erstere anlangt, so wird man selbstverständlich mehr als was zur Physiologie gehört nicht erwarten; die anderen Gebiete der Botanik waren auszuschließen. Nichtsdestoweniger sind doch auch die Zellenlehre und die Anatomie in ihren wichtigsten Punkten mit berücksichtigt worden, soweit dieselben zum Verständnis der Lebensprozesse der Pflanze unentbehrlich sind. Wie weit ich in der intensiven Behandlung des Stoffes zu gehen hatte, war mir durch

die Bestimmung, die ich dem Buche gab, hinreichend vorgeschrieben; ich wollte kein Handbuch mit ausführlichen Litteraturnachweisen für den gelehrten Fachmann, sondern ein Unterrichtsbuch schreiben, welches dem Studierenden, aber auch dem Laien, der sich selbst Aufklärung verschaffen will, wie wir dies als ein sehr erfreuliches Bedürfnis immer mehr in den Kreisen der Land- und Forstwirte, Gärtner zc. zum Vorschein kommen sehen, die wichtigsten Sätze der gegenwärtigen Pflanzenphysiologie verständlich machen soll. In der Anordnung des Stoffes bin ich dabei so verfahren, wie ich denselben in meinen Vorlesungen an der hiesigen landwirtschaftlichen Hochschule behandle. Wer ihn beim Unterrichte in anderer Folge oder in anderer Auswahl geben möchte, wird sich leicht die Abschnitte nach seinem Geschmacke heraussuchen können.

Wie ich schon angedeutet habe, unterscheidet sich dieses Buch von den bisherigen Lehr- und Handbüchern der Pflanzenphysiologie und der Botanik sehr wesentlich durch die anderen neuen Lehren, die hier vorgetragen werden. Durch meine Entdeckung der Symbiose vieler höherer Pflanzen mit kleinen im Erdboden lebenden Organismen und der Beteiligung derselben an der Ernährung, durch die neueren Untersuchungen über die Stickstoffernährung der Pflanzen, durch meinen Nachweis der directen Verwertung des Humus als Pflanzennahrung hat die Pflanzenphysiologie wenigstens auf dem Gebiete der Ernährungslehre gegenwärtig ein ganz neues Aussehen erhalten. Manche Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen, die ich bisher noch in keinem Fachorgane publiciert habe, sind in diesem Buche mit enthalten, freilich nur in der vorläufig kurzen Form, welche ein Lehrbuch vorschreibt. Man könnte vielleicht eine Erschwerung des Studiums darin finden, daß einzelne Teile der Wissenschaft jetzt wieder ganz anders gelehrt werden, als es in den bisherigen Unterrichtsbüchern der Fall war. Allein wenn die Wissenschaft tiefe innere Veränderungen erfährt, so muß das jederzeit auch in ihrem Lehrgebäude zur Darstellung kommen; der Lernende muß der werdenden Wissenschaft in ihren Wandlungen folgen. Die Naturwissenschaften sind eben kein starres, abgeschlossenes Wissensmaterial, sondern eine in lebendiger Fortentwicklung begriffene Erkenntnis, die immer nur durch schrittweise Forschung nach und nach gewonnen wird. Da die neuen Ernährungsfragen gerade auch für die Landwirtschaft eine hervorragende Bedeutung haben, so dürfte durch die Darstellung, die ich von denselben gegeben habe, mein Lehrbuch wohl auch in den weiteren Kreisen der Landwirte einiges Interesse erwecken.

Die Illustrationen sind soweit als möglich durch Reproduction der

Wandtafeln \*) hergestellt worden, welche ich zusammen mit Herrn Dr. Eschirch für den Unterricht in der Pflanzenphysiologie herausgebe, sodaß zwischen beiden Werken auch ein innerer Zusammenhang besteht und beide nebeneinander benutzt werden können.

Auch in seiner äußerlichen Ausstattung, für welche die Verlagsbuchhandlung nach jeder Richtung hin in gewohnter Weise gut gesorgt hat, wird das Buch den Anforderungen genügen. Daß dasselbe in der neuen Orthographie gedruckt wurde, habe ich auf besonderen Wunsch des Herrn Verlegers dem Setzer gern gestattet.

Berlin, im November 1889.

Frank.

---

\*) Wandtafeln für den Unterricht in der Pflanzenphysiologie an landwirtschaftlichen und verwandten Lehranstalten von Dr. B. Frank, Professor der Pflanzenphysiologie an der Kgl. landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin, und Dr. A. Eschirch, Dozent der Botanik an der Universität und der Kgl. landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin. Erste Abteilung. Zehn in Farbendruck ausgeführte Tafeln auf Kartonpapier, im Format von 69 cm Höhe und 85 cm Breite. Inhalt: Taf. I. Wachstumszonen bei der dikotylen Pflanze. Wasseraufnahme und Leitung. Taf. II. Wurzelhaare. Taf. III. Mechanische Gewebe bei Monokotylen. Taf. IV. Keimung des Mais. Taf. V. Kartoffelknollen. Taf. VI. Entstehung, Wachstum und Auflösung des Stärkekornes. Taf. VII. Bau des Blattes von *Beta vulgaris*. Taf. VIII. Vorkommen und Verteilung der Spaltöffnungen. Taf. IX. Spaltöffnungsformen. Taf. X. Mycorrhiza der Bäume. Berlin 1890, Verlag von Paul Parey. Preis in Mappe 30 Mark.



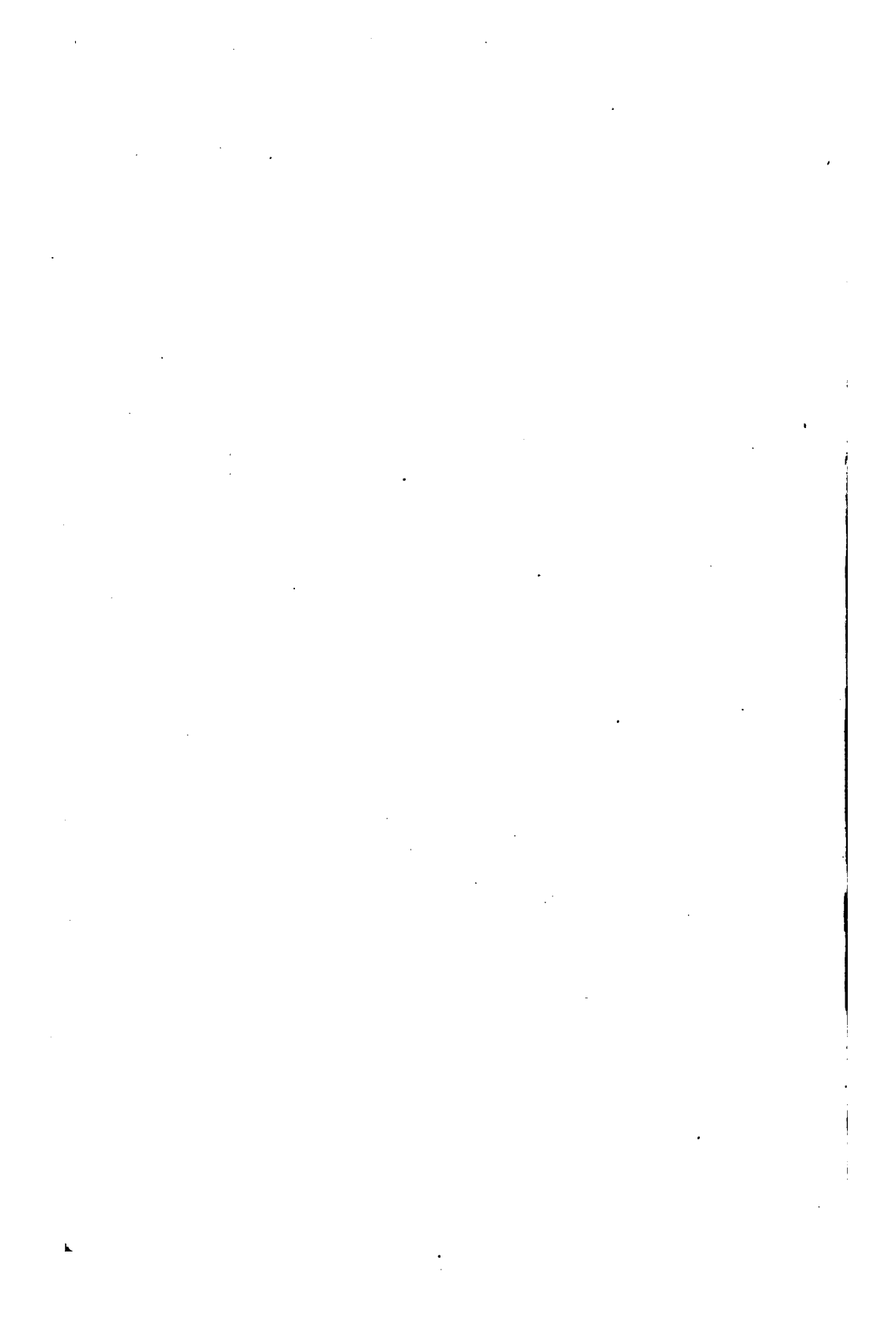
# Inhalt.

	Seite
<b>Einleitung. Die Zellen als die alleinigen Elementarorgane der Pflanze .</b>	1
<b>1. Teil. Die physikalischen Eigenschaften und Erscheinungen der Pflanze .</b>	8
I. Licht und Wärme in der Pflanze . . . . .	8
II. Die Molecularstruktur und die Imbibitionsfähigkeit der organisierten Gebilde . . . . .	10
III. Die Bewegungen der protoplasmatischen Gebilde . . . . .	12
IV. Die Diosmose und der Turgor der Pflanzenzellen . . . . .	15
V. Die Festigung der Pflanze . . . . .	18
VI. Die Gewebespannungen . . . . .	27
VII. Das Wachsen . . . . .	28
VIII. Die Bewegungen der Pflanzen . . . . .	46
1. Die Nutationen . . . . .	47
2. Das Winden der Schlingpflanzen . . . . .	48
3. Die periodischen Bewegungen oder Schlafbewegungen . . . . .	50
4. Die Reizbewegungen . . . . .	53
5. Der Geotropismus . . . . .	56
6. Der Heliotropismus . . . . .	60
7. Richtungsbewegungen gegen verschiedene andere Reize . . . . .	63
8. Die hygroskopischen Bewegungen . . . . .	64
IX. Die organbildenden Kräfte . . . . .	64
<b>2. Teil. Der Stoffwechsel der Pflanze . . . . .</b>	69
1. Abschnitt. Die Gemischen Eigenschaften der Pflanzen . . . . .	69
2. Abschnitt. Die Ernährung der Pflanze . . . . .	72
1. Kapitel. Die Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme . . . . .	72
I. Die Aufnahme gasförmiger Nahrungsstoffe . . . . .	72
II. Die Aufnahme und die Bewegung von Wasser und wasserlöslichen Nährstoffen . . . . .	78
1. Die Organe für die Aufsaugung . . . . .	78
2. Die Vorgänge bei der Aufsaugung . . . . .	83
3. Die Transpiration . . . . .	87
4. Die Wasserbewegung in der Pflanze . . . . .	91
2. Kapitel. Die Nährstoffe . . . . .	107
I. Die Elemente der verbrennlichen Substanz, Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff . . . . .	111



	Seite
1. Kohlensäure und Wasser als Nahrungsmittel der chlorophyllhaltigen Pflanzen . . . . .	112
2. Ammoniaksalze, Nitrate und freier gasförmiger Stickstoff als stickstoffliefernde Nahrungsmittel der chlorophyllhaltigen Pflanzen . . . . .	120
3. Organische Verbindungen als Nahrungsmittel der Pflanzen . . . . .	131
A. Der Saprophytismus . . . . .	132
B. Der Parasitismus . . . . .	139
C. Der Insectenfang . . . . .	141
II. Die Elemente der unverbrennlichen Substanz oder die mineralischen Nährstoffe . . . . .	142
1. Der Schwefel . . . . .	142
2. Der Phosphor . . . . .	143
3. Das Chlor . . . . .	144
4. Das Silicium . . . . .	144
5. Das Kalium . . . . .	145
6. Das Calcium . . . . .	147
7. Das Magnesium . . . . .	148
8. Das Eisen . . . . .	149
9. Verschiedene andere Elemente . . . . .	149
3. Abschnitt. Die Pflanzenstoffe, ihre Entstehungsweise und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben . . . . .	150
1. Kapitel. Bedeutung der Stoffe im Pflanzenleben . . . . .	151
I. Die Baustoffe . . . . .	151
II. Stoffe zur Assimilation und Verdauung . . . . .	151
III. Verdauungs- und Umsetzungsstoffe . . . . .	152
IV. Die Reservestoffe . . . . .	155
1. Reservestoffe der Samen . . . . .	155
2. Reservestoffe der überwinterten Organe der perennierenden Pflanzen . . . . .	159
3. Reservestoffe für Bast- und Holzgewebe . . . . .	161
V. Secretionen und andere Endproducte des Stoffwechsels . . . . .	167
1. Oberhautsecretionen . . . . .	167
2. Innere Secretionen . . . . .	168
2. Kapitel. Die einzelnen Arten der Pflanzenstoffe . . . . .	171
I. Die Kohlenhydrate . . . . .	171
A. Die Cellulose-Gruppe . . . . .	171
B. Die Traubenzucker-Gruppe . . . . .	180
C. Die Rohrzucker-Gruppe . . . . .	181
II. Die Pseudozucker . . . . .	182
III. Die Glykoside . . . . .	182
IV. Die Bitterstoffe oder bitteren Extractivstoffe . . . . .	183
V. Die organischen oder vegetabilischen Säuren . . . . .	183
VI. Die Fette und fetten Öle . . . . .	187
VII. Die ätherischen oder flüchtigen Öle . . . . .	188

	Seite
VIII. Die Harze . . . . .	189
IX. Die Pflanzenbasen oder Alkaloide . . . . .	190
X. Die Eiweißstoffe oder Proteinstoffe . . . . .	190
XI. Die Fermente . . . . .	196
XII. Die Amide . . . . .	197
XIII. Die Farbstoffe . . . . .	197
4. Abschnitt. Die Entleerung functionslos werdender Organe	202
5. Abschnitt. Die Atmung oder Respiration . . . . .	204
<b>3. Teil. Die Vermehrung der Pflanzen</b> . . . . .	210
I. Die vegetative Vermehrung . . . . .	210
II. Die Fortpflanzung durch Keime . . . . .	212
1. Die geschlechtliche Befruchtung . . . . .	213
2. Der Keimungsprozeß . . . . .	224
III. Das Verhältnis der Nachkommen zu den Eltern . . . . .	229



## Einleitung.

### Die Zellen als die Elementarorgane der Pflanze.

Jeder Teil einer Pflanze, den wir in dünne Schnitte zerlegt mittels des Mikroskopes betrachten, belehrt uns, daß der Pflanzenkörper nicht aus homogener Substanz besteht, sondern daß er aus zahllosen kleinen Elementarorganen, den Pflanzenzellen, zusammengesetzt ist. Diese sind zwar unter sich sehr verschiedenartig, sie zeigen aber doch alle übereinstimmend zwei Bestandteile: eine aus fester Substanz gebildete äußere hautartige Umhüllung, die Zellhaut oder Zellmembran, und einen von dieser eingeschlossenen, aus flüssiger oder weicher Masse bestehenden, übrigens häufig auch feste Körperchen bergenden Inhalt, den man generell als Zellinhalt bezeichnet (Fig. 1 siehe umstehend). So sind die Pflanzenzellen, indem sie innig mit einander verbunden und mit ihren Membranen aneinander gewachsen sind, die einzigen Gebilde, aus denen der ganze Pflanzenkörper aufgebaut ist, und zugleich stellen sie die Organe vor, in welchen alle Lebenserscheinungen der Gesamtpflanze ihren Sitz und ihren Ursprung haben müssen. Für die Pflanzenphysiologie ist daher eine Kenntnis dieser Elementarorgane unentbehrlich.

Die Zellen der höheren Pflanzen, wie wir sie auf Durchschnitten durch Wurzeln, Stengel, Blätter, Früchte, Samen finden, schwanken in ihrer Größe etwa zwischen 0,02 und 0,2 mm Durchmesser, sind also dem unbewaffneten Auge nicht erkennbar; nur gewisse Zellen, die zu langen faser- oder röhrenförmigen Gebilden oder an der Oberfläche eines Pflanzenteiles zu haarförmigen Organen auswachsen, können durch diese Dimensionsvergrößerung augenfälliger, einige Millimeter, selbst Centimeter lang werden. Andererseits haben die niedrigsten einzelligen Pflanzen, namentlich die Spaltpilze oder Bakterien noch viel geringere Größen, die auf Tausendteile eines Millimeters herabgehen.

Da die Zellen als Organe für alle und jede der so verschiedenartigen Lebensfunktionen der Pflanze zu dienen haben, so begreift sich auch, warum dieselben sehr verschiedene Beschaffenheiten annehmen. Wo wir einen genaueren Einblick in die Funktion einer Zelle haben, erkennen wir stets, daß in der besonderen Beschaffenheit hinsichtlich der Gestalt, der Membran und des Inhaltes die vollkommenste Anpassung an die Vorgänge, die sich in ihr abspielen, besteht, so daß wir die so verschiedenen Arten von Zellen, mit denen uns die Pflanzen-

anatomie bekannt macht, nur im Hinblick auf ihre physiologische Rolle verstehen können. Sieht man von den unvollkommenen einzelligen Pflanzen ab, so besteht im Pflanzenkörper eine weitgehende Teilung der Arbeit, indem im allgemeinen jede einzelne physiologische Funktion besonderen Arten von Zellen übertragen ist, in analoger Weise wie der vollkommeneren Tierkörper auch seine besonderen Organe für die einzelnen Lebensverrichtungen besitzt.

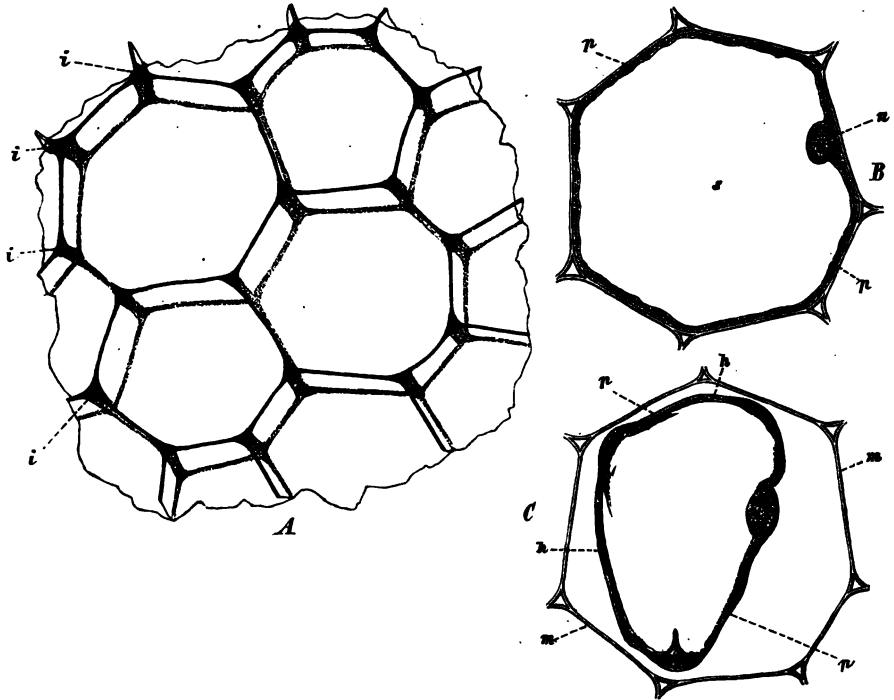


Fig. 1. Zellen aus dem Marke des Maisstengels, vergrößert.

A zeigt die polyedrischen Zellen in ihrem gegenseitigen Verbande, wobei an den Ecken und Ranten kleine luftgefüllte Lücken zwischen den Zellmembranen sich befinden, die Interzellulargänge i i i.

B. Eine dieser Zellen mit ihrem vollständigen Inhalte im lebenden Zustande. Innerhalb der Zellmembran liegt das Protoplasma in einer dünnen Schicht, dem sogenannten Primordialschlauch p, ringsum den großen mit klarer Flüssigkeit erfüllten Sastrum s. Bei n der Zellkern.

C zeigt die Zelle B in plasmolytischem Zustande, wo der sackförmige Primordialschlauch p sich kontrahiert und von der dadurch deutlich sichtbar gewordenen Zellmembran m zurückgezogen hat. Bei h h sieht man deutlich, daß das Protoplasma an seinen beiden Oberflächen eine hyalinere dichtere Schicht, das Hyaloplasma, bildet.

(Frank u. Eschsch, Wandtafeln XI.)

Aber die eigenartige Beschaffenheit, welche die einzelnen Zellen als Ausrüstung für ihren speziellen Dienst annehmen, besitzen sie im Anfange, d. h. zur Zeit ihrer Entstehung, noch nicht. Die Orte, an denen neue Zellen

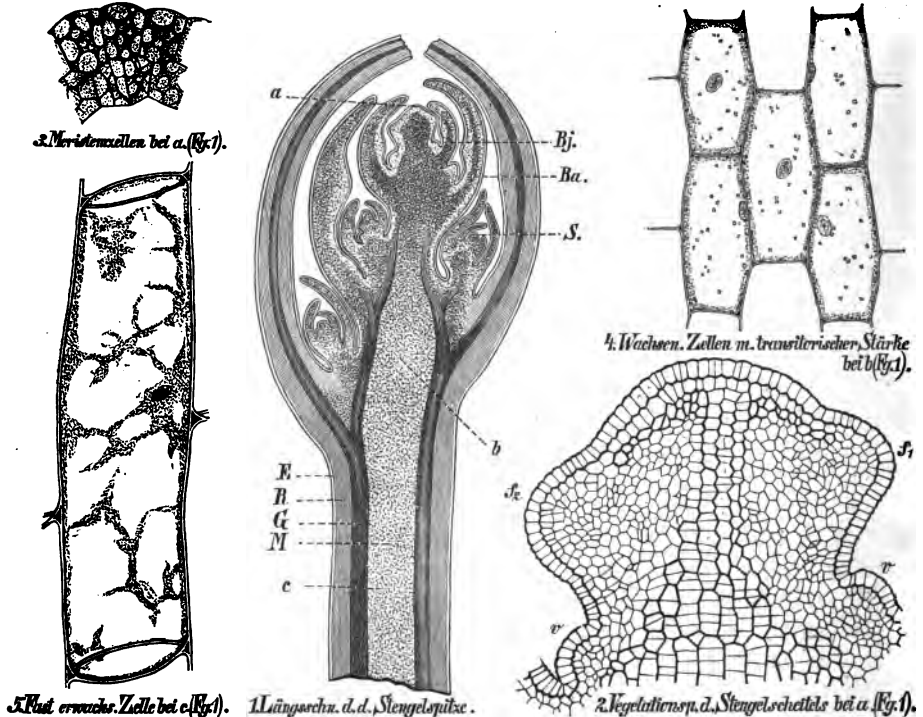


Fig. 2. Die wachsende Stengelspitze von *Phaseolus multiflorus*.

In 1 ist die ganze Stengelspitze schwach vergrößert; a ist der Vegetationspunkt des Stengels mit seinen Blattanlagen (Bj eine jüngere, Ba eine ältere Blattanlage, weiter unten folgen noch ältere und größere Blattanlagen); bei S die Vegetationspunkte der Seitenzweige, welche in den Achseln der Blattanlagen sich bilden. In 2 ist der Stengel-Vegetationspunkt stärker vergrößert, um zu zeigen, daß er noch aus lauter gleichförmigen Zellen zusammengesetzt ist, denn die verschiedenen Gewebe des fertigen Stengels (E Epidermis, R Rinde, G Gefäßbündel, M Mark in 1) treten erst in weiterer Entfernung vom Stengelscheitel auf; f<sub>1</sub>, f<sub>2</sub> die ersten Anlagen der Blätter, v v diejenigen der Vegetationspunkte der Seitenzweige. Um zu zeigen, wie die Zellen des Stengels allmählich größer werden, sind von den drei Stellen a b und c der Figur 1 die daselbst liegenden Markzellen in 3, 4 und 5 bei gleicher Vergrößerung dargestellt; in 3 die Meristemzellen mit Plasma reich erfüllt, in 4 im wachsenden Zustande mit transitorischer Stärkebildung, in 5 erwachsen, wo die Stärke wieder verschwunden ist.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln XIII.)

gebildet werden, liegen da, wo der Pflanzenkörper neuen Zuwachs erfährt, also an den Spitzen der Wurzeln, an den Enden der Stengel, in den Knospen zc. Denn das Wachsen einer jeden vielzelligen Pflanze ist mit einer Vermehrung ihrer Zellen verbunden. In einer vollständig erwachsenen Pflanze sind die Zellen auch nicht bemerkbar größer als zur Zeit, wo diese Pflanze noch jung und klein war; es müssen also während des Wachstums immer neue Zellen an die vorhandenen sich anschließen. An den bezeichneten Orten, die man die Vegetationspunkte der Pflanze nennt (Fig. 2), sind nun alle Zellen noch von gleichartiger Beschaffenheit. Die Vegetationspunkte bestehen nämlich aus einem Gewebe lückenlos mit einander verbundener, ziemlich kleiner und nahezu isodiametrischer Zellen (Teilungsgewebe oder Meristem). Die Zellmembran erscheint hier als ein gleichmäßig dünnes, durchsichtiges, farbloses Häutchen, welches biegsam, bis zu gewissem Grade elastisch und für Wasser durchdringbar ist. Die Substanz, aus welcher diese Zellmembran besteht, ist im ganzen Gewächsreiche eine und dieselbe, nämlich Cellulose oder Zellstoff, also eine organische Verbindung aus der Gruppe der Kohlehydrate. Das ganze Innere dieser Zellen ausfüllend bemerken wir eine sehr weiche, plastische, fast schleimartige Masse, die durch zahlreiche überaus feine Körnchen trübe erscheint, das sogenannte Protoplasma oder Plasma, ein Körper, der wesentlich aus Eiweißstoffen, mit Wasser durchtränkt, besteht. Im Protoplasma einer jeden Zelle unterscheiden wir einen ziemlich großen scharf umgrenzten runden Körper, den Zellkern oder Nucleus, der in seinem Innern meist ein oder mehrere kleinere helle Körnchen, die Kernkörperchen oder Nucleolen, erkennen läßt; auch er besteht wesentlich aus gewissen Eiweißstoffen. Dieser Protoplasma Körper macht nun ebenfalls bei sämtlichen Pflanzen den konstanten und alleinigen Inhalt der jungen Zelle aus. Auch in älteren Zellen finden wir noch Protoplasma vorhanden. Von ihm gehen auch alle weiteren Stoffbildungen, sowie die wichtigsten sonstigen Lebenserscheinungen in der Zelle aus. Wir können also das Protoplasma als den eigentlichen Träger des Lebens der Zelle betrachten; es besteht also darin eine Ähnlichkeit der Pflanzen mit den Tieren, wo auch die Eiweißstoffe das Material der eigentlich lebensthätigen Organe, wie Nerven, Muskelfaser, Blut zc. sind. Hat die junge Zelle eine gewisse geringe Größe noch nicht überschritten, so füllt das Protoplasma den Zellraum vollständig aus; später aber, wo der letztere infolge von Vergrößerung der Zelle geräumiger wird, reicht das Protoplasma zur vollständigen Erfüllung nicht mehr aus, und es bilden sich innerhalb desselben Räume, die kein Protoplasma enthalten, sondern von klarem wässrigen Saft erfüllt sind, Vacuolen oder Saft Räume, und oft ist ein einziger großer mit Zellsaft erfüllter Raum in der Zelle zu sehen. Aber immer bleibt dabei das Protoplasma in einer zusammenhängenden oft ziemlich dünnen Schicht an der Innenfläche der Zellmembran stehen und enthält dann auch den Zellkern; man hat diesen, die Innenwand der Zelle auskleidenden Protoplasmasack den Primordialschlauch genannt.

Nur solange als die Zelle noch die hier beschriebene Beschaffenheit besitzt, ist sie fähig durch Vermehrung neue Zellen zu erzeugen. Dieses müssen wir auch als ihre alleinige Aufgabe in diesem Stadium ansehen, während sie, sobald sie einmal ihre spätere für die eine oder die andere Lebensfunktion bestimmte definitive Ausbildung erreicht hat, im allgemeinen nicht mehr fähig ist, neue Zellen zu bilden. Die Zellbildung kann nur von schon vorhandenen Zellen ausgehen, so daß wir dabei also immer Mutterzelle und Tochterzellen unterscheiden können. In allen Meristemen, die also den Wachstums-herd der Wurzeln, Stengel und Blätter bilden, findet diese Vermehrung der Zellen nach einem und demselben Typus statt, nämlich als Zellteilung, d. h. die Zelle geht dabei jedesmal in zwei meist gleich große Tochterzellen auf, indem sie sich durch eine quer durch ihre Mitte gehende Scheidewand der Zellhaut in

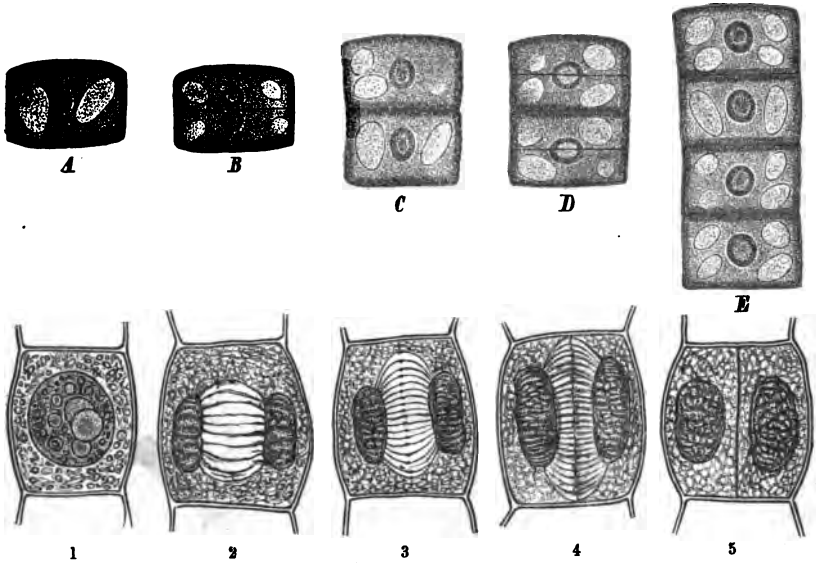


Fig. 3. Die Vermehrung der Zellen durch Teilung.

Aus der Zelle A werden durch Teilung die beiden Tochterzellen in B; aus B wird C, indem die Tochterzellen zunächst wieder die Größe der Mutterzelle erreichen; daraus durch abermalige Teilung D und durch weiteres Wachsen E.

In den aufeinanderfolgenden Stadien der Zellteilung von 1 bis 5 sieht man die Beteiligung des Zellkernes, indem der Zellteilung eine Kernteilung (Karyokinese) vorausgeht. Er vergrößert sich zunächst zu einem spindeförmigen Körper, wobei die Kernkörperchen in die sogenannten Kernfäden übergehen (2); dann bildet sich in der Äquatorialgegend die Kernplatte (3 u. 4), aus welcher schließlich die neue Zellmembranscheidewand (5) hervorgeht, womit die Zellteilung vollendet ist. Nach Straßburger.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln XII.)



zwei Fächer teilt (Fig. 3). Bei diesem Vorgange ist das Protoplasma und der Zellkern hauptsächlich beteiligt, und zwar scheint nach neueren Untersuchungen vielleicht allgemein jeder Zellteilung die Teilung ihres Kernes voranzugehen, so daß immer der Stoff des Mutterkernes auf die Tochterkerne übergeht. <sup>und</sup> Dieser erleidet dabei eine unter sehr komplizierten Erscheinungen (vergl. Figur 3) sich vollziehende Diffociation seiner feineren Formelemente, die man früher für eine förmliche Auflösung des Kernes hielt, die aber nur eine Neugruppierung der einzelnen stofflichen Bestandteile des Mutterkernes zu zwei neuen Kernen ist, welche schließlich fertig neben einander liegen, worauf dann auch der gesamte Protoplasmakörper in einer zwischen den beiden Tochterkernen hindurchgehenden Ebene in zwei gesonderte Teile zerfällt, indem zwischen denselben eine feste Lamelle von Zellstoff ausgeschieden wird, welche die neue Scheidewand zwischen den beiden nun fertigen Tochterzellen darstellt. Jede der letzteren erreicht dann durch eigenes Wachstum bald wieder die Größe der ursprünglichen Mutterzelle und kann dann selbst wieder in Teilung übergehen. So wiederholt sich die Vermehrung viele Generationen hindurch, aber nur solange als die Zellen diese hier beschriebene Beschaffenheit beibehalten, durch die wie gesagt ihre Teilungsfähigkeit bedingt ist.

Während an den Vegetationspunkten, solange als das Wachsen anhält, immer eine Gruppe von Zellen in diesem teilungsfähigen Zustande bleibt, scheiden die neugebildeten Zellen aus der Vermehrungsthätigkeit aus und wandeln sich in diejenigen mannichfaltigen Formen um, wie sie uns in den erwachsenen Pflanzenteilen entgegentreten und welche sie hier auch dauernd beizubehalten pflegen, weshalb man diese Zellgewebe generell als Dauergewebe bezeichnet. In ihnen haben wir nun die Zellen als Organe bestimmter physiologischer Funktionen vor uns; sie haben hier diejenige Beschaffenheit angenommen, welche den verschiedenen Rollen entspricht, die sie im Dienste der Pflanze zu spielen haben. Es mag hier nur vorläufig angedeutet werden, wie verschiedenartige Gebilde die Pflanze aus ihren ursprünglich gleichartigen Zellen schaffen kann. Wenn Zellen ausschließlich der Zubereitung, Aufbewahrung oder Fortleitung bestimmter Stoffe dienen sollen, so sehen wir sie sich möglichst erweitern, wobei die Zellmembran nur eine sehr mäßige Dicke annimmt, so daß ein ziemlich großer Innenraum zur Aufnahme gebildeter Stoffe gewonnen wird. Dieser erfüllt sich dann entweder mit reichlichem Zellsaft, in welchem die betreffenden Stoffe aufgelöst enthalten sind, wie z. B. sehr allgemein die aus dem Boden als Nahrung aufgenommenen Salze in den Parenchymzellen der Wurzeln und Stengel, oder wie der Zucker in den Zellen der Rübe. Oder der weite Zellraum wird mit geformten festen Stoffen ausgefüllt, z. B. mit Stärkemehlkörnern, wie in den Zellen der Kartoffelknolle oder des Samenendosperms der Getreidekörner oder mit aus Protein bestehenden Klebermehl- oder Mleuronkörnern, wie in gewissen Zellen der Samen, in anderen Fällen wiederum mit einer Menge Öltröpfchen im Protoplasma, wie in den Samen der Öl-

pflanzen. Zellen, welche die aus der Luft aufgenommene Kohlensäure unter dem Einflusse des Lichtes zu organischen Verbindungen verarbeiten sollen, sehen wir in den Blättern in äußerst großer Anzahl alle in regelmäßiger Stellung sich anordnen und mit vielen grünen Körnern, den Chlorophyllkörnern, sich aus-<sup>statten</sup>statten, die im Protoplasma alle an der Innenfläche der Zellwand sich postiren und die das besondere Organ der Pflanze für Ausübung dieses wichtigen Ernährungsprozesses sind. Aber auch zu gewissen physikalischen Leistungen werden die Zellen herangezogen und dementsprechend zu mannichfaltigen Organen ausgebildet. Der Auftrieb des aus dem Erdboden aufgenommenen Wassers durch die Pflanze geschieht meist in kontinuierlichen hohlen kapillaren Röhren, welche den ganzen Pflanzenkörper durchlaufen; es sind dies die sogenannten Gefäße oder Tracheen, welche dadurch gebildet werden, daß in reihenförmig übereinander stehenden Zellen die trennenden Querscheidewände aufgelöst werden und durch Verschwinden des Protoplasmas und Zellsaftes ein hohles Rohr zustande kommt, auf dessen Innenwand infolge besonderer Verdichtungen der Zellmembran Ringe oder spiralförmige Fasern oder leiterförmige Balken entstehen, welche zur Aussteifung des Gefäßrohres dienen, damit es seitlichem Drucke widerstehe. Um endlich die Biegungsfestigkeit zu erzielen, deren der oberirdische Teil der Landpflanze in hohem Grade bedarf, nehmen gewisse Zellen, wie sie namentlich im Holze, Baste und anderen mechanischen Geweben uns entgegentreten, eine lange faserförmige Gestalt an und bekommen zugleich ungewöhnlich dicke Membranen, oft in dem Grade, daß der Innenraum der Zelle sich bis nahe zum Verschwinden verengt. Solche Zellen sind deßhalb zu anderen Funktionen, insbesondere für den Dienst des Stoffwechsels so gut wie untauglich, aber sie funktionieren ausgezeichnet als festigendes Gerüst etwa in dem Sinne wie die Knochen des tierischen Körpers, denn auch in der Pflanze setzen sich die anderen weniger festen Zellen, die für sich allein keinen genügenden Widerstand leisten würden, an diese mechanischen Gewebe an und werden von ihnen gehalten und getragen.

Trotzdem daß jede Zelle durch ihre Membran ringsum abgeschlossen ist, scheint doch ein gegenseitiger Zusammenhang des Protoplasmas der einzelnen Zellen in der Pflanze zu bestehen, wodurch die Einheitlichkeit des pflanzlichen Organismus verständlicher werden würde. Es ist eine sehr gewöhnliche Erscheinung, daß die benachbarte Zellen trennende Wand an genau korrespondierenden Stellen beiderseits dünnere Stellen, sogenannte Rüpfel zeigt. Wenn die letzteren nun auch meistens geschlossen sind und als dünnere Membranstellen nur eine leichtere Hindurchwanderung gelöster Stoffe von Zelle zu Zelle ermöglichen, so hat man doch schon vielfach an Parenchymzellen der Stengelrinden zc., besonders aber an den durch Siebplatten getrennten Zellen der Siebröhren konstatiert, daß feine Protoplasmafäden durch die Rüpfel hindurch gehen und das Protoplasma der Nachbarzellen direkt verbinden.

## I. Teil.

### Die physikalischen <sup>properties</sup>Eigenschaften und Erscheinungen der Pflanze.

Den allgemeinen physikalischen Naturkräften sind wie alle Körper, auch die lebenden Pflanzen unterworfen. (Aber in den letzteren offenbaren sich außerdem noch Kräfte, welche wir an toten Körpern nicht beobachten, oder es zeigen sich wenigstens gewisse allgemeine Eigenschaften der Körper in einer besonderen, aus den Gesetzen der Physik allein nicht ohne weiteres erkläraren Art.) Mit dem Ausfunftsmittel, daß man hier von Lebenskräften oder vitalen Kräften redet, kommt man der Erkenntnis nicht näher. Es ist vielmehr die Aufgabe der Physiologie, nachzuforschen, inwieweit die allgemeinen physikalischen Kräfte etwa durch die besondere Beschaffenheit des Pflanzentkörpers in ihren Wirkungen beeinflusst werden und inwieweit sich die Erscheinungen des Pflanzenlebens als notwendige Endglieder einer Kette oder als Summe einer Anzahl an und für sich physikalisch erklärbarer Prozesse enthüllen lassen. Auf diesem Wege ist die Forschung zwar nicht zu einer befriedigenden Erklärung des Lebens, aber vielfach zu einer klareren Erkenntnis wichtiger Eigenschaften und Erscheinungen der lebenden Pflanze gekommen. Als solche haben wir im Folgenden näher zu betrachten: 1) Licht und Wärme in der Pflanze, 2) die Molecularstructur und die Imbibitionsfähigkeit der organisierten Gebilde, 3) die Bewegungen der protoplasmatischen Gebilde, 4) die Diösmose und den Turgor der Pflanzenzellen, 5) die Festigung der Pflanze, 6) die Gewebespannungen, 7) das Wachsen, 8) die Bewegungen der Pflanzen, 9) die organbildenden Kräfte.

#### I. Licht und Wärme in der Pflanze.

1. Optische Eigenschaften der Pflanzen. Den Lichtstrahlen gegenüber verhält sich der Pflanzentkörper so, wie es durch die optischen Eigenschaften der Membranen und des Inhaltes seiner Zellen bedingt ist. Da diese im allgemeinen durchsichtig sind, so dringt auch das Licht in die Pflanze ein. Jedoch ist der Grad der Durchleuchtung bei den einzelnen Pflanzenteilen sehr verschieden. Denn mit zunehmender Dicke des Pflanzenteiles und besonders bei Anwesenheit farbiger Bestandteile wird das durchgehende Licht mehr und

mehr absorbiert. Auch geht durch spiegelnde Oberflächen, sowie wenn der einfallende Strahl öfters aus Zellmembranen in lufthaltige Interzellulargänge oder Zellräume gehen muß, ein Teil des Lichtes durch Reflexion verloren. Daher dienen der Pflanze viele Samen- und Fruchtschalen, sowie die Rork- und Vorfebildungen wegen der mit farbigen Substanzen imprägnierten Zellmembranen und der oft luftführenden Zellen als verdunkelnde Umhüllung. Oft werden von den einzelnen farbigen Strahlen des Sonnenlichtes bestimmte vorwiegend absorbiert. So lassen wegen der Absorptionsercheinungen des Chlorophylls die grünen Blätter hauptsächlich nur rotes, gelbes und grünes Licht durch sich hindurch; das durch grüne Blätter gegangene Licht zeigt ein einer Chlorophylllösung ähnliches Spectrum.

Die Zellmembranen, Stärkekörner und andere organisierte Gebilde teilen mit vielen Krystallen die Eigenschaft der Doppelbrechung, d. h. sie zerlegen den Lichtstrahl in zwei Strahlen verschiedener Richtung, deren Licht dann polarisiert ist.

*correct* Die Farbenerscheinungen der Pflanzen beruhen meist auf der Anwesenheit entsprechend gefärbter Stoffe, die bald die Membranen der Zellen imprägnieren, bald im Zellinhalte als Farbstoffkörper oder als farbige Lösungen im Zellsaft vorhanden sind. Dagegen wird die weiße Farbe der Blumenblätter zc. nur durch Luft hervorgebracht, welche im Innern der Zellen oder in Interzellulargängen enthalten ist, und zwar insofern der Lichtreflexe, welche die zahlreichen kleinen Luftmassen erzeugen, also ebenso wie das Weiß des Schnees oder des Schaumes entsteht. Durch Fluorescenz farbloser Zellmembranen, die auf einem dunkeln Gewebe ruhen, wird das Stahlblau der Paeonienfamen und der Beeren von Viburnum tinus erzeugt.

Einige wenige Pflanzen haben im lebenden Zustande die Eigenschaft des Selbstleuchtens im Dunkeln, besonders einige Pilze, wie mehrere ausländische Agaricus-Arten, sowie das Mycelium und die Rhizomorpha des Agaricus melleus im faulen Holze, desgleichen gewisse Bakterien, welche das Leuchten faulenden Fischfleisches, fauler Kartoffeln zc., sowie des Seewassers bedingen. Diese dem Leuchten des Phosphors an der Luft ähnliche Erscheinung ist an die Anwesenheit von Sauerstoffgas gebunden, erlischt bei Fehlen desselben, steigert sich in reinem Sauerstoff und verschwindet mit dem Nachlassen der Lebensenergie und mit dem Tode, scheint daher mit der Atmung zusammenzuhängen.

2. Thermische Eigenschaften der Pflanzen. Die Temperatur des Pflanzentkörpers muß natürlich mit derjenigen des ihn umgebenden Mediums steigen und fallen. Aber das Zellgewebe, insbesondere das Holz, ist ein schlechter Wärmeleiter. Darum erreicht das Innere der Baumstämme im Winter das Minimum der Lufttemperatur nicht, und im Sommer das Maximum der Tages-temperatur erst am Abend oder in der Nacht. Auf die Temperatur der Pflanzen haben aber noch folgende Faktoren Einfluß. Erstens die Atmung als ein wärmeerzeugender Prozeß; von dieser ist im Abschnitte über den Stoffwechsel

näher die Rebe. Dagegen wirkt die Transpiration als wärmehindender, also die Pflanze abkühlender Vorgang. Meistens überwiegt der letztere, so daß die Selbsterwärmung durch Atmung nur in besonderen Fällen hervortritt. Auch bedingen die großen Wassermengen, welche von den Wurzeln nach dem Baumstamme geführt werden, eine Abkühlung des letzteren um mehrere Grade. Abkühlend wirkt auch die Ausstrahlung der Wärme, wodurch die Pflanzen, besonders in heiteren Nächten und in trockner Luft um viele Grade kälter als die umgebende Luft werden können. Umgekehrt werden die Pflanzen durch Insolation stark erwärmt; z. B. hat man bei 28,1° C. Schattentemperatur durch Besonnung an *Sempervivum* eine Erwärmung bis zu 52° C., an anderen dünnblättrigen Pflanzen bis zu 35° C. beobachtet.

## II. Die Molecularstruktur und die Imbibitionsfähigkeit der organisierten Gebilde.

Der Umstand, daß die Zellmembran in Wasser unlöslich ist, daß sie aber dennoch Wasser in sich aufnehmen und durch sich hindurchlassen kann, obgleich wir in ihr, selbst mit den stärksten Vergrößerungen in der Regel keine sichtbaren Durchbohrungen finden, zwingt uns in der Zellmembran sowie in den anderen organisierten Gebilden der Zelle, von welchen das gleiche gilt, wie im Protoplasma, in den Stärkekörnern zc., eine feine Molecularstruktur uns vorzustellen. Die Eigenschaft eines festen Körpers, von einer Flüssigkeit, in welcher er unlöslich ist, durchdringbar zu sein, ohne sichtbare Poren zu besitzen, nennen wir Imbibition. Um sie zu erklären, stellt man sich die Molecularstruktur vor als einen Aufbau aus gesonderten festen Substanzteilchen, welche man Micellen oder Tagmen nennt, deren Größe weit unter der Grenze mikroskopischer Wahrnehmbarkeit steht und welche nach den drei Raumrichtungen aneinandergelagert sind, dergestalt jedoch, daß ein jedes von einer Wasserhülle umgeben ist, deren Dicke wechselnd sein kann (Fig. 4). Die Micelle ist chemisch (Fig. 4 siehe nebenstehend.)

aus derselben zusammengesetzten Substanz bestehend vorzustellen, welche das betreffende Gebilde selbst darstellt, woraus der Unterschied von dem chemischen Begriff des Atoms hervorgeht; sie deckt sich auch nicht mit dem physikalischen Begriff Molecül, weil dies die denkbar kleinsten Teile der zusammengesetzten Körper bezeichnet; Micellen sind also Molecülverbindungen. Die Micellen eines imbibitionsfähigen Körpers ziehen sich gegenseitig mit einer gewissen Kraft an, wodurch sie zusammengehalten werden. Noch größere Anziehung aber als zwischen den Micellen unter einander besteht zwischen diesen und Wasser, so daß bei Gegenwart des letzteren um die Micellen sich Hüllen von Wasser lagern, deren Dicke am größten wird bei reichlichstem Vorhandensein von Wasser und abnimmt bei Wasserverlust, wie z. B. durch Verdunstung oder durch wasserentziehende Mittel.

Die verschiedenen Zellmembranen, Protoplasmakörper zc. haben un-

gleiches Imbibitionsvermögen. <sup>Eben</sup> Selbst innerhalb eines und desselben Gebildes wechseln oft wasserreichere und wasserärmere Partien mit einander ab. Es beruht darauf die auf Querschnitten hervortretende Schichtung der Membran mancher dickwandigen Zellen und mancher Stärkemehlkörner, sowie die in der Flächenansicht an manchen Zellmembranen bemerkbare Streifung. Diese Zeichnungen verschwinden daher beim Austrocknen oder bei Behandlung der betreffenden Objecte mit wasserentziehenden Mitteln. Auch das meistens sehr

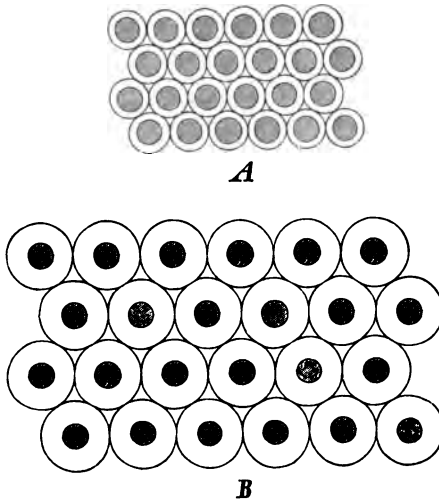


Fig. 4. Schema, nach welchem man sich die Zusammensetzung der organisierten Gebilde aus Micellen vorstellt. Die dunklen Kugeln würden die aus fester Membransubstanz bestehende Micellen darstellen, die hellen Hüllen die Wasserhüllen um die einzelnen Micellen; durch die Zunahme der Wasserhüllen in B wird die Quellung erklärlich.

reich mit Wasser imbibirte Protoplasma zeigt gewöhnlich an allen seinen Oberflächen, also sowohl außen gegen die Zellmembran als auch innen gegen den Saft Raum, desgleichen auch wenn Teile vom lebenden Protoplasma sich abgesondert haben, eine sehr dünne Schicht dichter wasserärmerer homogener Substanz, die Hautschicht, die Plasmamembran oder das Hyaloplasma (Fig. 1).

Mit der Imbibition stehen gewisse Eigenschaften der imbibitionsfähigen Gebilde im Zusammenhange. Da die Aufnahme von Wasser auf einer Vergrößerung der Wasserhüllen um die Micellen beruht, wodurch die letzteren weiter auseinander geschoben werden, so ist damit eine Volumenvergrößerung oder Quellung verbunden, während umgekehrt der Wasserverlust ein Schwinden bedingt. Besonders stark quellbar sind gewisse dickwandige Zellen und die Zellgewebe, die aus solchen Zellen bestehen. Dabei kann die Quellung in

verschiedenen Richtungen der Zellmembran ungleich sein. So dehnt sich das Holz beim Quellen am meisten aus in der Richtung der Stammperipherie, schwächer in radialer, noch schwächer in longitudinaler Richtung, das der Fichte z. B. nach den Verhältnissen 6,18:2,41:0,76. Daher bekommen Stämme, welche austrocknen, radiale Längspalten, die sich bei Wasseraufnahme schließen. Den stärksten Grad der Quellung zeigen die zu Gallert aufquellbaren Zellmembranen, z. B. die der Samenschale des Leins, der Gallertalgen, wie besonders der Mastochaceen, wo ein Gewichtsteil fester Substanz 200 und mehr Gewichtsteile Wasser aufzunehmen vermag, während z. B. die Holzzellmembran nur ca.  $\frac{1}{3}$  ihres Gewichtes Wasser imbibirt.

Der mit Wasser imbibirte Zustand erhöht die Biegsamkeit der Zellmembranen. Daher umgekehrt die bekannte Sprödigkeit durrer Pflanzenteile.

Die Anziehung, welche die Micellen imbibitionsfähiger Gebilde auf Wasser ausüben, erzeugt lebendige Kraft. Diese äußert sich in den Druckwirkungen, die dabei zustande kommen. Solches zeigt sich beim Quellen des Holzes, und insbesondere beim Aufquellen der Samen, wodurch Steine gehoben, Schädelknochen auseinander gesprengt werden können. Die Stiele des Langes Laminaria zeigen unter einem Drucke von 40 Atmosphären noch eine erhebliche Quellung.

### III. Die Bewegungen der protoplasmatischen Gebilde.

Das Protoplasma der Pflanzenzellen zeigt im lebenden Zustande wohl ganz allgemein gewisse ortsverändernde Bewegungen, die freilich oft wenig bemerkbar, oft aber auch überaus auffallend sind. Wo das Protoplasma von einer Zellmembran umgeben ist, kann es nur Bewegungen innerhalb des kleinen Raumes der Zelle machen; aber protoplasmatische Gebilde, welche zu gewisser Zeit aus der Zelle ins Freie zu treten pflegen, wie namentlich die Schwärmsporen und Spermatozoiden der Kryptogamen, führen im Wasser schwärmende Bewegungen, gleich Infusionstieren, aus. Durch die Bewegungen des Protoplasmas können innerhalb der Zelle auch andere in demselben eingelagerte Gebilde, z. B. Chlorophyllkörner, mit in Bewegung gesetzt werden.

1. Bewegungen des Protoplasmas innerhalb der Zelle. In manchen Zellen sehen wir im erwachsenen Zustande, wenn der Saft Raum vom Protoplasma sich abgesondert hat, das letztere in seiner inneren Masse in stetiger Strömung begriffen. Entweder kreist das wandständige Protoplasma in einem geschlossenen Strom in der Längsrichtung der Zelle, wie z. B. in den Wurzelhaaren von Hydrocharis, in den Stengelzellen von Chara; oder wir sehen mehrere bandartige oder auch feine fadenförmige Stränge von Protoplasma in verschiedenen, sogar in entgegengesetzten Richtungen strömen, wobei auch die Lage dieser Ströme sich ändert, die Ströme selbst zur Ruhe kommen oder in die entgegengesetzte Richtung umschlagen können, wie das in den Staubfadenhaaren von Tradescantia und manchen anderen Haaren oberirdischer Organe

vorkommt (Fig. 5). Bei allen diesen Bewegungen bleibt die Hautohicht des Protoplasmas (S. 11) in Ruhe; aber oft werden der Zellkern und bisweilen auch Chlorophyllkörner, da dieselben dem Protoplasma eingebettet sind, von der Strömung mitgeführt. Die Ursache der Protoplasmaabewegung ist keineswegs aufgeklärt. Sie ist eine Äußerung der Lebensthätigkeit des Protoplasmas, denn ausnahmslos steht mit dem Tode desselben auch die Bewegung still. Manche Plasmaströmungen entstehen erst infolge beschädigender Eingriffe, so bildet sich z. B. in den Blättern von Elodea, Vallisneria u. dergl. auf den Seitenwänden der Zellen kreisförmiger Strom, der dann meist alle Chlorophyllkörner mitführt, erst wenn die Blätter abgeschnitten worden sind, und geht dann gewöhnlich bis zum Eintritte des Todes der Zelle fort. Äußere Kräfte üben einen bedeutenden Einfluß auf die Bewegungen des Protoplasmas aus. Bei Mangel an Sauerstoff kommen sie wie alle Lebenserscheinungen zum Stillstand. Licht ist keine Bedingung, denn die Strömung geht auch im Dunkeln fort. Dagegen hat die Temperatur großen Einfluß: bei *Chara foetida* ist die Strömung am schnellsten bei  $38,1^{\circ}\text{C.}$  und erreicht bei  $0^{\circ}$  ihre untere, bei  $48,31^{\circ}\text{C.}$  ihre obere Grenze. Die Schwerkraft hat nur insofern Einfluß, als in manchen Zellen die Stärkekörner oder Chlorophyllkörner infolge ihrer eigenen Schwere an der jeweils nach unten gelegten Seite der Zelle sich reichlicher ansammeln, aber die Protoplasmaströmungen selbst ändert sie nicht. Mechanische Wirkungen, wie Druck oder Stoß, können, dafern sie nicht tödlich wirken, die Bewegung vorübergehend sistiren.

## 2. Bewegungen der Chlorophyllkörner.

Wo genügende Größe und Gestalt der Zellen, den darin enthaltenen Chlorophyllkörnern gestatten, bestimmte Stellungen einzunehmen, da thun die letzteren dies je nach Beleuchtungsverhältnissen. Im diffusen Lichte nehmen sie Flächenstellung ein, d. h. sie sind verteilt an den breiten Zellwänden, welche den einfallenden Lichtstrahlen rechtwinklig zugekehrt sind, wobei die abgeplatteten Chlorophyllkörner also ihre Fläche den Lichtstrahlen darbieten. Aus dieser Stellung heben sie sich in die Profilstellung, d. h. an die rechtwinklig dazu stehenden Seitenwände der Zelle, infolge verschiedenartiger Einflüsse. Erstens wenn sie

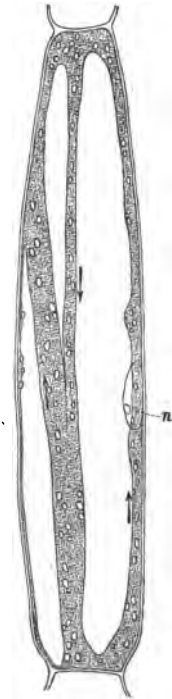


Fig. 5. Eine Zelle der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit strömendem Protoplasma; die Pfeile bedeuten die Richtung, in welcher das Protoplasma strömt, worin bei n auch der Zellkern durch den Strom mitgeführt wird. 300fach vergrößert.



von direktem Sonnenlicht getroffen werden; sehr intensives Licht veranlaßt sogar, daß sie in einer oder mehreren Ecken der Zelle klumpenartig sich zusammenhäufen. Auch nehmen sie diese Stellung infolge von genügend langer Verbunkelung ein. Dasselbe haben starke Temperaturerniedrigung, Verletzung des Pflanzenteiles, hohes Alter der Zellen zur Folge. In den Palissadenzellen vieler Blätter, wo die Chlorophyllkörner beständig an den langen Seitenwänden sitzen, sind solche Bewegungen wegen der Enge dieser Zellen ausgeschlossen. Ferner zeigt sich allgemein bei den Chlorophyllkörnern, daß sie im diffusen Licht den größten Durchmesser und dabei sehr flache Gestalt besitzen, dagegen im direkten Sonnenlicht und auch nach längerer Verbunkelung sich um ein Bedeutendes kontrahieren und runder werden. Aus dem allen ergibt sich, daß die Chlorophyllkörner bei mäßiger Beleuchtung der Lichtquelle die größte Fläche darzubieten, das Licht soviel wie möglich aufzufangen suchen, dagegen bei allen die Assimilation störenden Einflüssen die entgegengesetzte Stellung und Form zu erreichen suchen.

3. Ortsbewegungen frei lebender Protoplasmaegebilde. Die Schwärmsporen der Algen und mancher Pilze, welche zur Fortpflanzung dieser Kryptogamen dienen, sowie die Spermatozoiden der Moose und Gefäßkryptogamen, welche die Befruchtung der weiblichen Organe vermitteln, sind mikroskopisch kleine, nackte, aus ihren Mutterzellen ausgeschlüpfte Protoplasmaekörper, welche sich im Wasser schwärmend umherbewegen ähnlich wie Infusorien. Diese Schwärmbewegung wird vermittelt durch die sogenannten Cilien, d. i. sehr feine lange Protoplasmaefäden, die an den Schwärmsporen meist zu zwei sitzen, während die Spermatozoiden in eine einzige Cilie verlängert oder auch mit mehreren solchen ausgestattet sind. Die Cilien bringen durch lebhafte, einer schwingenden Peitschenschnur vergleichbare Bewegung das Umherschwärmen im Wasser zustande. Dabei geht gewöhnlich das cilientragende Ende voraus; die Ortsveränderung erfolgt in der Längsachse der meist eiförmigen Schwärmspore in geraden oder gekrümmten Bahnen, wobei zugleich Achsendrehung derselben stattfindet. Einige andere freilebende Protoplasmaegebilde zeigen amöboide Bewegung: der einem festen Substrat adhärierende Protoplasmaekörper, welcher keine Cilien besitzt, verändert, indem er bald an dieser bald an jener Stelle seine Masse vortreibt und an anderen Stellen einzieht, seine äußere Gestalt, wodurch er langsam auf der Unterlage hinkriecht. So verhalten sich die aus Schwärmsporen hervorgehenden Myxoamöben der Schleimpilze oder Myxomyceten, sowie die durch Verschmelzung zahlreicher Myxoamöben entstehenden, daher oft umfangreichen, einem gestaltswechselnden Schleime ähnlichen Plasmodien dieser Pilze. Bei den letzteren ist immer sehr deutlich mit dieser Gestaltsveränderung eine entsprechende innere Strömung des Protoplasmas verbunden.

Die Bewegungen freilebender Protoplasmaekörper werden oft in ausgezeichneter Weise durch äußere Kräfte beeinflusst. Namentlich gehört hierher die merkwürdige Erscheinung, daß das Licht die Richtung dieser Bewegungen be-

stimmt; die grünen Schwärmsporen der Algen und manche Plasmodien sind phototaktisch. Erstere pflegen sich daher in einem Wassergefäße bald an dem gegen das Zimmerfenster getehrten, bald an dem entgegengesetzten Rande anzusammeln: sie suchen oder sie fliehen das Licht. Die positive oder die negative Bewegung kann also nur daher rühren, daß die Schwärmspore ihre Längsachse so gegen das Licht orientiert, daß das cilientragende Ende entweder der Lichtquelle zu- oder abgekehrt wird, weil dieses immer bei der Bewegung vorausgeht. Die Sensibilität gegen das Licht ist dabei individuell verschieden: bei mittlerer Lichtintensität verhalten sich bei derselben Alge die einen Schwärmsporen positiv, die anderen negativ; starke Lichtintensität bewirkt, jedoch auch in ungleichem Grade, meist negative Bewegungen; aber auch bei gleichbleibender Intensität kann eine und dieselbe Schwärmspore ihre phototaktische Eigenschaft umkehren. Auch von den Plasmodien einiger Schleimpilze ist lichtfliehende Bewegung konstatiert. Auch die Schwerkraft beeinflusst die Bewegungsrichtung: geotaktisch sind einige Schwärmsporen, indem sie im Wasser aufsteigende Bewegungen machen, vielleicht auch die Plasmodien einiger Schleimpilze, welche an Pflanzenstengeln zuweilen hoch hinaufkriechen. Letztere zeigen auch Rheotropismus, d. h. sie kriechen einem auf dem Substrate rinnenden Wasserströme entgegen, sowie auch einen Hydrotropismus, d. h. die Plasmodien ziehen sich bei ungleichen Feuchtigkeitsverhältnissen des Substrats nach den feuchteren, später wohl auch nach den trockeneren und daher auch nach höheren Stellen hin. Endlich können auch chemische Reize die Richtungsbewegungen beeinflussen. Namentlich ist dies an den Spermatozoiden nachgewiesen worden; z. B. werden diejenigen der Farne von einer Apfelsäurelösung mäßiger Concentration angelockt, während stärkere Concentrationen abstoßend wirken; für die Laubmoos-Spermatozoiden ist dagegen Rohrzucker dieses Reizmittel. Schwärmsporen scheinen für chemische Reize unempfindlich.

4. Gleitbewegung der Oscillarien, Diatomaceen und Desmidiaceen. Von diesen mit Zellmembranen umkleideten Algen sind verschiedenartige Bewegungen bekannt, welche wenigstens zum Teil in einer Orientierung gegen das Licht zu bestehen scheinen. Am auffallendsten sind die vor- und rückwärtsgleitenden Bewegungen mancher Diatomaceen und der Oscillarienfäden, welche dabei zugleich eine Achsendrehung erleiden. Cilien besitzen diese Algen nicht und es ist unentschieden, ob hier sehr feine unsichtbare aus der Membran hervorragende Plasmafäden oder einseitig hervorgetriebenes Wasser die Bewegung veranlaßt.

#### IV. Die Diosmose und der Turgor der Pflanzenzellen.

Die mit dem Namen Diosmose bezeichnete physikalische Erscheinung, daß zwei Lösungen ungleicher Stoffe, die durch eine Membran getrennt sind, welche für beide oder für eine von beiden durchdringbar ist, sich mit einander ver-

mischen, tritt auch an der Pflanzenzelle bezüglich der in derselben enthaltenen, und der außerhalb derselben befindlichen Flüssigkeiten ein. Auf diesem fundamentalen Vorgange beruht nicht nur alle Aufnahme tropfbarflüssiger Nahrungsstoffe, sondern auch die Weiterleitung der Stoffe in den Zellgeweben der Pflanze.

Die beistehende Figur 6 kann uns als Schema der endosmotisch wirksamen Pflanzenzelle dienen, an welchem man sich die verschiedenen Vorgänge klar machen kann, welche je nach den gegebenen Verhältnissen eintreten müssen.

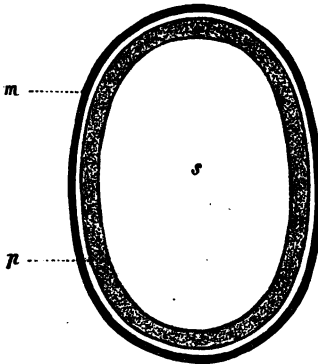


Fig. 6. Schema der endosmotisch wirksamen Zelle.

m die Zellmembran, p der aus dem Protoplasma bestehende Primordialschlauch, an der äußern wie innern Seite durch das Hyaloplasmahäutchen abgegrenzt, s der Safttraum. Der besseren Unterscheidung wegen ist der Primordialschlauch etwas von der Zellmembran abstehend gezeichnet; in Wirklichkeit liegt er derselben dicht an.

Der inneren saftführenden Parenchymzellen und der mit dünner Cuticula versehenen Oberhautzellen der Wurzeln und der Wurzelhaare. Verfortte Zellmembranen oder Membranen von Oberhautzellen mit sehr starker Cuticula, wie bei manchen Blättern, lassen dagegen Wasser nur schwer durch sich hindurchgehen. Daraus ergeben sich wichtige Fingerzeige darüber, welche Zellen bei der Aufnahme der wässerigen Nahrung, wie sie der Pflanze im Freien geboten ist, hauptsächlich in Betracht kommen. Aber auch den verschiedenen Flüssigkeiten gegenüber zeigen die hier ausschlaggebenden Bestandteile der Zelle ungleiche Aufnahmefähigkeit. So werden z. B. wässerige Auflösungen von Farbstoffen von den für Wasser überhaupt durchbringbaren Zellmembranen meist leicht durch Imbibition aufgenommen, während das Protoplasma dieselben nicht durch sich hindurchbringen und nach dem Safttraum gelangen läßt. Es ist daher un-

Besteht sich außerhalb dieser Zelle eine Flüssigkeit, welche von der innerhalb derselben vorhandenen, also von der Zellmembran und vom Primordialschlauch eingeschlossenen Flüssigkeit des Safttraumes verschieden ist (z. B. Wasser mit sehr kleinen Mengen aufgelöster mineralischer Salze, wie es der Erdboden der Pflanze darbietet, oder künstliche Lösungen der Pflanze fremder Stoffe), so muß durch Osmose ein Quantum dieser wässerigen Lösung in das Innere der Zelle aufgenommen werden, jedoch nur dann, wenn die beiden Bedingungen erfüllt sind, daß sowohl die Zellmembran, als auch der Primordialschlauch, der hier hauptsächlich durch sein Hyaloplasmahäutchen entscheidet, jene Flüssigkeit durch sich hindurchpassieren lassen. Nun treffen aber diese Bedingungen keineswegs für alle Zellen und für alle Flüssigkeiten zu. Für Wasser oder sehr verdünnte wässerige Lösungen sind die Membranen der Pflanzenzellen sehr ungleich durchlässig; am leichtesten sind es die ganz aus Cellulose bestehenden Membranen

möglich, daß Pflanzen mit unverletzten Wurzeln, die man in farbige Lösungen setzt, etwas von dem Farbstoff in den Saft ihrer Zellen aufnehmen. Wie in dieser Weise die Zelle vermöge der Permeabilität oder Impermeabilität ihrer Membran und ihres Primordialsaftes den ihr von außen dargebotenen Lösungen den Eintritt gestattet oder verwehrt, so entscheidet sie auch vermöge der gleichen Eigenschaften gegenüber den im Zellsaft aufgelösten Stoffen über Austritt oder Nichtaustritt aus der Zelle. Daher können Stoffe, welche von außen in die Zelle diosmotisch aufgenommen worden sind, ebenso diosmotisch auch in die anderen Zellen weiter geleitet werden. Dagegen trifft dies nicht notwendig für alle diejenigen gelösten Stoffe zu, welche innerhalb des Saft- raumes der Zelle erst entstanden sind. Manche derselben, wie z. B. Zucker, Amide, werden sowohl vom Protoplasma als auch von der Zellmembran durchgelassen und diosmieren von Zelle zu Zelle. Aber andere läßt das Protoplasma, solange es im lebenden Zustande sich befindet, nicht durch sich hindurch und bannt sie daher in der Zelle fest. Dies ist z. B. der Fall mit den freien Pflanzensäuren, die oft in den Zellsäften auftreten. Durch Säuren wird nämlich das Chlorophyll sehr schnell verändert, wenn es mit ihnen in Berührung kommt; da nun aber die Chlorophyllkörner, welche immer im Protoplasma eingebettet liegen, auch in denjenigen Zellen, die stark saure Säfte haben, sich solange, als diese Zellen am Leben sind, unverändert grün erhalten, so beweist dies, daß ihr Protoplasma die Säure nicht in sich aufnimmt, sondern sie im Safttraume zurückhält. Ebenso ist es mit den löslichen Farbstoffen, welche manche Pflanzenzellen in ihrem Zellsafte aufgelöst enthalten, wie die roten oder blauen bei Rüben, Kohl u.; sie werden von dem lebenden Protoplasma an der Diosmose aus der Zelle verhindert, denn diese Pflanzenteile geben im lebenden Zustande ihren Farbstoff nicht an Wasser ab, und im Zellgewebe liegen oft farbstoffführende Zellen unmittelbar in der Nachbarschaft völlig farbloser Zellen. Man sieht, wie aus diesen diosmotischen Eigenschaften der Zelle sich nicht bloß die Aufnahme und die Fortleitung der Stoffe, sondern auch die Verteilung und Zurückhaltung gewisser anderer Stoffe in bestimmten Teilen der Pflanze erklärt.

Mit dem Tode des Protoplasmas ändern sich auch seine diosmotischen Eigenschaften, indem dann manche der im lebenden Zustande nicht diffundierenden Lösungen, wie diejenigen von Säuren und Farbstoffen, ungehindert diosmieren. Daher die bekannte Erscheinung, daß durch Frost oder Hitze getötete Pflanzenteile beim Einlegen in Wasser jene Stoffe an das letztere abgeben.

Nach dem Gesetze der Diosmose kann von einem außerhalb der Zelle befindlichen Stoffe nur soviel aufgenommen werden, bis die Konzentration der Lösung desselben innerhalb der Zelle so groß geworden ist, wie außerhalb. Wenn aber diese Zelle von demselben Stoffe diosmotisch an die hinter ihr liegenden Zellen immer wieder etwas abgibt, so kann die Aufnahme eines außerhalb der Pflanze befindlichen Stoffes lange Zeit fortgehen. Ja es ist sogar möglich, daß von demselben alles bis auf die letzte Spur in die Pflanze

aufgenommen wird, nämlich dann, wenn derselbe nach Eintritt in die Zelle zu einem andern Stoffe verarbeitet wird, so daß sich also niemals derjenige Konzentrationsgrad des betreffenden Stoffes in der Zelle herstellen kann, welcher das weitere Spiel der Diosmose verhindern würde.

Auf der Diosmose beruht auch derjenige Zustand der Zellen und der Pflanzenteile, welchen man als Turgor oder Turgescenz bezeichnet. Die im Zellsafte gelösten Stoffe üben eine starke diosmotische Anziehung auf Wasser aus, wenn solches den betreffenden Geweben dargeboten wird; dadurch wird eine immer größere Menge Wassers in die Zelle gepreßt und es entsteht ein hydrostatischer Druck des Zellinhalts auf die an das Protoplasma angrenzende Zellmembran, welche dadurch gedehnt wird. Daraus ergibt sich eine Spannung zwischen der Membran und dem Zellinhalte, welche die Zelle straff und prall macht und die man mit obigem Namen bezeichnet. Am meisten erhöhen die Turgorkraft einer Zelle die leicht diffundierenden Stoffe, wie salpetersaure und andere Salze und freie Säuren. Das Maximum der Turgescenz wird offenbar durch Einlegen der Zelle in reines Wasser erzielt; daher plagen sogar darin manche Zellen auf, z. B. Pollenkörner. Wässrige Lösungen erhöhen den Turgor einer Zelle um so weniger, je konzentrierter sie sind. Bei einem gewissen Konzentrationsgrade wird endlich der Turgor überhaupt aufgehoben und es tritt dann der gegenteilige Zustand der Zelle ein, den man die Plasmolyse nennt. Wenn nämlich der Konzentrationsgrad der Flüssigkeit, in die man eine Zelle legt, größer ist als derjenige innerhalb der Zelle, so muß umgekehrt ein Teil des Zellsaftwassers diosmotisch nach außen treten. Dies hat zunächst das Aufhören jenes hydrostatischen Druckes zur Folge, und es tritt an Stelle der Turgescenz ein schlaffer Zustand der Zelle. Bei weiter fortschreitender Plasmolyse, wo noch mehr Wasser hinaustritt, schrumpft das den Zellsaftraum umhüllende Protoplasma entsprechend zusammen und zieht sich von der Zellwand nach innen. Der Turgor kann selbstverständlich auch dadurch schwinden, daß ein Teil des in den Zellen enthaltenen Wassers durch Verdunstung verloren geht. Das aus diesem Grunde eintretende Schwinden des Turgors bedingt die bekannte Beschaffenheit, welche die Pflanzen beim Welken annehmen.

## V. Die Festigung der Pflanze.

Der Pflanzenkörper muß mechanischen Kräften Widerstand leisten können. Die frei in der Luft wachsenden Pflanzenteile brauchen besonders drei Arten von Festigkeiten. Die Stengel und namentlich die Baumstämme müssen gefestigt werden, um ihre eigene Last zu tragen ohne zu knicken: relativ rückwirkende oder Knickfestigkeit, d. i. also der Widerstand gegen eine in der Längsachse des Körpers drückende Kraft. Dieselben Teile, desgleichen auch alle dünneren Zweige und die Blattstiele müssen Widerstand leisten gegen Zerbrechen durch eine auf die Längsachse des Körpers senkrecht wirkende Kraft, wie sie in dem

Gewicht der an diesen Teilen sitzenden Organe und in den durch den Sturm bewirkten Biegungen gegeben ist: relative oder Biegefestigkeit. Alle dünneren in der Luft wachsenden Organe, wie Stengel, Blattstiele und Blätter, müssen auch gegen Zerreißen durch eine auf sie in der Richtung ihrer Längsachse wirkende Zugkraft, die z. B. bei den Zerrungen durch Sturm entsteht, gefestigt sein: absolute oder Zugfestigkeit. Dagegen beschränkt sich nur auf einige Pflanzenteile, wie Nüsse und Kerne, ein auffallender Widerstand gegen Zerdrücken durch eine gegen sie selbst wirkende Kraft: rückwirkende oder Druckfestigkeit.

Die Pflanze hat besondere Gewebe, welche ihr diese Widerstandsfähigkeiten erteilen. Sehr überzeugend wird dies durch den Umstand, daß der Mensch die betreffenden vegetabilischen Gewebe gerade zu den nämlichen mechanischen Leistungen verwendet, für welche sie auch der Pflanze dienen. Wie der Baumstamm durch seinen Holzkörper knickfest ist, so verwenden wir hölzerne Stangen und Stäbe zum Stützen, und wie die Bastfasern den Pflanzenteilen einen hohen Grad von Zugfestigkeit erteilen, so dienen uns diese vegetabilischen Fasern zu Fäden, Seilen, Bindestoff und allerlei solchem Material, wobei es auf große Zugfestigkeit ankommt. Diese Wirkung erklärt sich aus der besonderen Beschaffenheit der Zellen, aus denen diese mechanischen Gewebe gebaut sind. Sie zeigen alle das Gemeinsame, daß ihre Membranen außerordentlich verdickt sind, nicht selten so stark, daß der Innenraum der Zelle dadurch ganz oder fast ganz verschwindet und die Zelle zu einem anderen als zu diesem mechanischen Zwecke gar nicht taugen würde. Die mechanischen Gewebe sind daher den Knochen des Tierkörpers vergleichbar: wie von diesen die weichen Körperteile gehalten werden, so bilden auch sie das feste Gerüst, an welches die zu anderen physiologischen Zwecken dienenden zarteren Gewebe sich ansetzen.

Wo es sich nur darum handelt, ein Gewebe druckfest zu machen, wie bei den Schalen der nussartigen Früchte, bei den Kernen des Steinobstes, bei der Borke der Bäume, da sind die Zellen von ungefähr isodiametrischer Gestalt, aber fest und lückenlos mit einander verwachsen und in den Membranen meist in hohem Grade verdickt, zugleich gewöhnlich verholzt oder verkorkt und meist auch durch Mischbestandteile stark inkrustiert, wodurch ihr größerer Härtegrad bedingt wird.

Bei Pflanzenteilen, welche knick-, zug- und biegefest sein müssen, sind die mechanisch wirksamen Zellen nicht bloß durch ihre stark verdickten Membranen ihrem Zweck entsprechend organisiert, sondern auch durch ihre Gestalt, indem sie die Form langgestreckter Fasern besitzen, welche mit verzüngten Enden in einander greifend in dichtem Verbande unter sich stehen und fest mit einander verkittet sind. Diese faserförmigen Zellen sind dann stets in der Längsrichtung des Pflanzenteiles angeordnet (Fig. 7 u. 10). In der Pflanzenanatomie nennt man alle solche faserförmige mit spitzen Enden zwischen einander geschobenen Zellen Prosenchymzellen zum Unterschied von den übrigen meist kurzen,

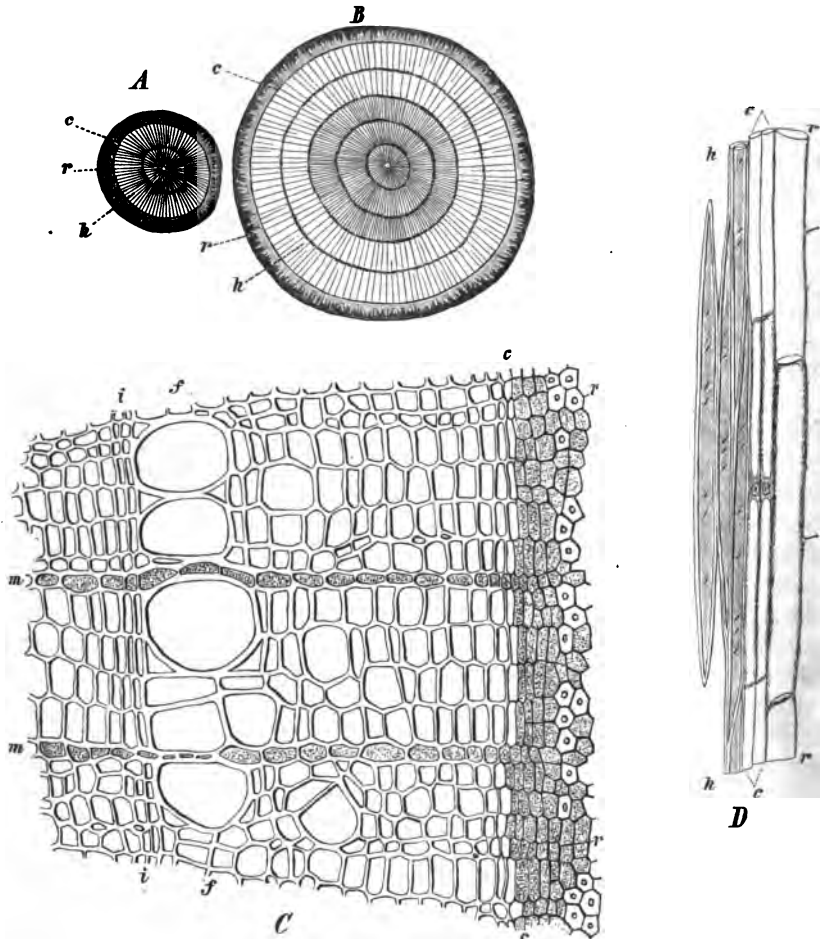


Fig. 7. Festigung des Baumstammes durch den alljährlich wachsenden Holzkörper.

A zeigt den Durchschnitt eines 2jährigen Lindenstammes, B denselben im 5. Jahre. In beiden liegt bei c der Cambiumring unter der Rinde; er erzeugt den Holzkörper h, welcher im 2jährigen Stamm nur aus 2, im 5jährigen aus 5 Jahrringen besteht. C ist ein Stück des Holzes stark vergrößert, es ist von Markstrahlen m durchzogen und zeigt bei f Gefäße; das übrige besteht aus den Holzzellen. Bei c liegt die Cambiumschicht, bestehend aus Meristemzellen, d. h. zartwandigen, nicht verholzten, plasmareichen teilungsfähigen Zellen; r die angrenzende Partie der Rinde. In D sind in der Längsansicht die Cambiumzellen cc zu sehen, links neben ihnen bei h die aus ihnen entstandenen, nun bereits zum Holze gehörenden Holzzellen, als faserförmige, mit spitzen Enden in einander greifende dickwandige Zellen. r die zur Rinde gehörigen Zellen.

mehr isobiametrischen, weiten und meist dünnwandigen Zellen, welche also leicht zerreißen und nicht der Festigung dienen, und die man Parenchymzellen nennt. In der Verteilung der festigenden Gewebe in der Pflanze bestehen nach mechanischen Prinzipien zweckmäßige Anordnungen. Es sind verschiedenartige, in der Pflanzenanatomie mit bestimmten Namen bezeichnete Gewebe, welche diese Rolle spielen. Bei den dicotylen Holzpflanzen werden die Stämme und deren Äste und Zweige durch den Holzkörper knick- und biegungsfest (Fig. 7). Die Grundmasse des Holzes der Laubbäume ist ein Gewebe aus dickwandigen, fest ver kitteten Prosenchymzellen (Holzzellen oder Libriformzellen), in welchem allerdings auch noch anderen Zwecken dienende Organe eingelagert sind, wie die zur Wasserleitung bestimmten Tracheen oder Tracheiden und die zur Speicherung von Stoffen dienenden Holzparenchym- und Markstrahlzellen. Das Holz der Nadelbäume ist homogen, es besteht nur aus prosenchymatischen Tracheiden, welche hier sowohl der Wasserleitung als auch vermöge ihrer genügend dicken Membranen zugleich der Festigung dienen. Auch der ganze Aufbau des Holzkörpers der Bäume ist in erster Linie auf den Zweck der Festigkeit berechnet. Derselbe bildet nämlich einen, den größten Teil des Stammes ausmachenden zentralen Cylinder, um welchen sich die weichere Rinde als eine verhältnismäßig dünne Schicht ansetzt (Fig. 7). Damit ein solcher Holzcylinder zustande komme, stehen im jungen Stammorgane die Fibrovasalstränge, aus denen das Holz hervorgeht, in einem Kreise. Daher können sich die Holzbündel dieser Stränge auch zu einem Rohr schließen, und dieses wächst mit der Zeit zu einem immer dickeren Cylinder an, indem die Cambiumschicht, welche sich um die Peripherie des Holzcylinders herumzieht, für stete Neubildung und Anlagerung von Holzgewebe an das vorhandene sorgt. Dadurch wird dem mit zunehmendem Alter des Stammes und der Äste wachsenden Bedürfnis nach Tragfähigkeit genügt, indem der Holzkörper dieser Teile alljährlich um eine neue an seiner Peripherie hinzuwachsende Zone von Holz, den sogenannten Jahrring, sich verdickt.

Bei den Stengeln der nicht zu den Holzpflanzen gehörigen Gewächse, welche dünner bleiben und nur eine einzige Vegetationsperiode zu dauern haben, aber doch auch widerstandsfähig sein müssen, pflegt die Zug- und besonders die Biegungsfestigkeit durch Anordnung der mechanischen Zellen in Form eines Hohlcyinders erreicht zu werden, gemäß dem mechanischen Prinzip, daß ein hohles Rohr erst bei höherer Belastung zerbricht als ein massiver Stab von gleichem Durchmesser. Was zunächst die dicotylen Krautpflanzen anlangt, so benutzen viele dazu wieder hauptsächlich ihren Holzkörper; indem nämlich hier die Fibrovasalstränge meist in einem um ein sehr geräumiges und oft hohles Mark weit gegen die Peripherie zu liegenden Kreise stehen, schließen sich die Holzkörper der einzelnen Stränge zu einem festen Hohlcylander zusammen. Oft tritt hier noch ein zweites Zellgewebe auf, welches in demselben Sinne wirkt und namentlich eine außerordentliche Zugfähigkeit besitzt, die Bastfasern oder Sclerenchymzellen. Es stehen dann nämlich ein Stück außerhalb des Holzringes, also nahe unter der



Oberfläche des Stengels, nur durch eine dünne Lage grünen Kindeparenchyms davon getrennt, Gruppen dieser langen und ebenfalls mit spitzigen Enden zwischen einander geschobenen, fest verkitteten Zellen mit meist außerordentlich stark verdickten Membranen. Bei vielen Pflanzen treten diese Bastbündel sehr gegen das Holz zurück; bei *Helianthus* z. B. sind sie so klein, daß der Holzkörper so gut wie allein den Festigungscylinder bildet (Fig. 8). Im Flachstengel dagegen bilden sie einen kontinuierlichen starken Ring, der an Dicke dem Holzring fast gleich-

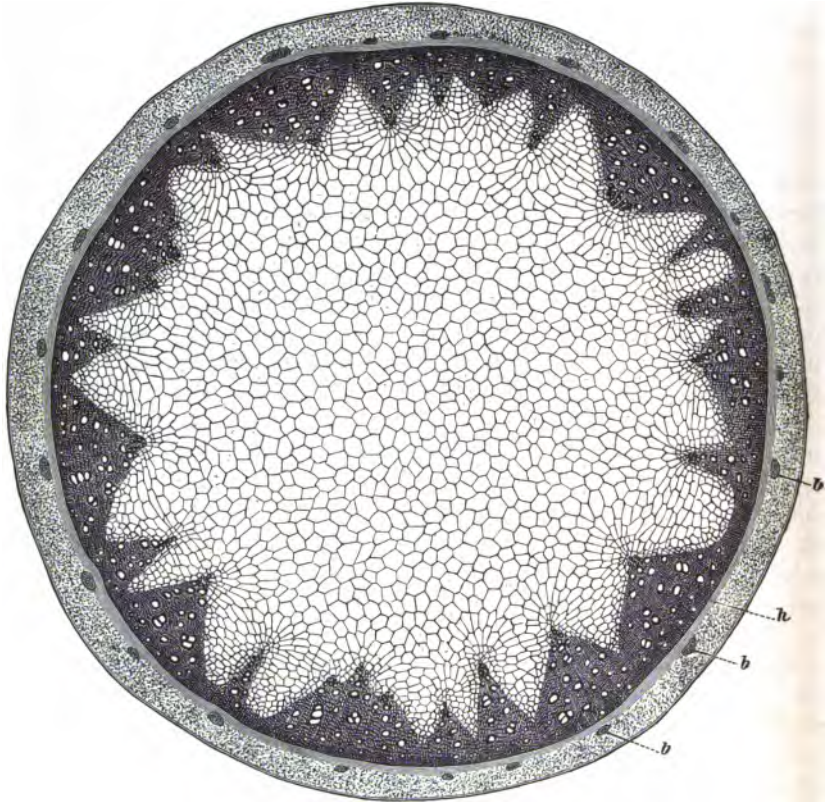


Fig. 8. Festigung des Krautstengels durch den Holzring allein.

Ein Stengel der Sonnenblume im Querschnitt, zeigt rings um das großzellige Mark den geschlossenen Holzring h, welcher aus engen Holzzellen mit vereinzelt weiten Gefäßen besteht. Die im Umkreise des Holzringes liegenden Bastbündel b b b treten hier sehr zurück und sind an der Festigung kaum beteiligt. Im übrigen besteht die zwischen dem Holze und der Oberhaut liegende Rinde nur aus dünnwandigen Zellen.

Schwach vergrößert.

(Frank u. Eschsch, Wandtafeln XIX.)

kommt (Fig. 9). Unmittelbar unter der Epidermis bilden manche dicotylen Stengel aus Rindezellen mechanisch wirkende Elemente in Form von Collenchym. Die Zellen desselben haben die Form langgestreckter mehrseitiger Prismen mit horizontalen oder schiefen Endflächen und stehen ebenfalls in lückenlosem Verbands unter einander. Mit den übrigen Rindezellen stimmen sie darin überein, daß sie einen weiten mit Protoplasma und Chlorophyllkörnern und Zellsaft versehenen Innenraum besitzen, aber ihre Membranen zeigen längs den Ranten

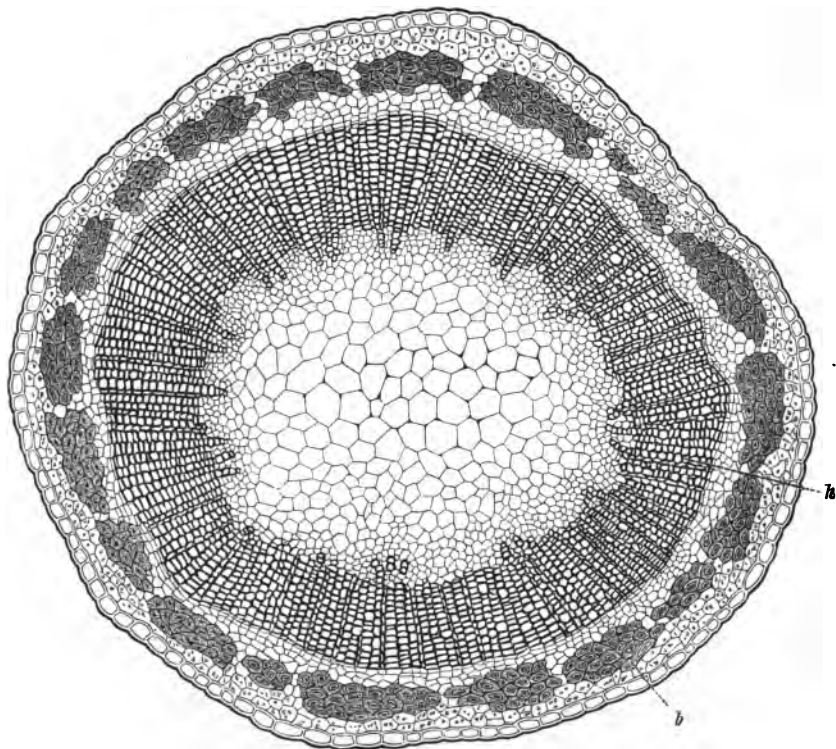


Fig. 9. Festigung des Krautstengels durch den Holzring und den Bastring. Ein Flachstengel im Querschnitt; er erlangt seine Festigung nicht bloß durch einen geschlossenen Holzring h, sondern auch durch einen in der Rinde liegenden sehr kräftig entwickelten Ring von Bastfasern b. Schwach vergrößert.

(Frank u. Schirch, Wandtafeln XXII.)

eine starke Verdickung, während sie auf der ganzen Mitte der mit ihren Nachbarzellen in Berührung stehenden Seitenflächen und auf den Endflächen so dünn wie die übrigen Rindezellen sind. Etwas Collenchym umgiebt häufig in einem geschlossenen Mantel die innere Rinde; viel kräftiger aber ist es da konstruiert,

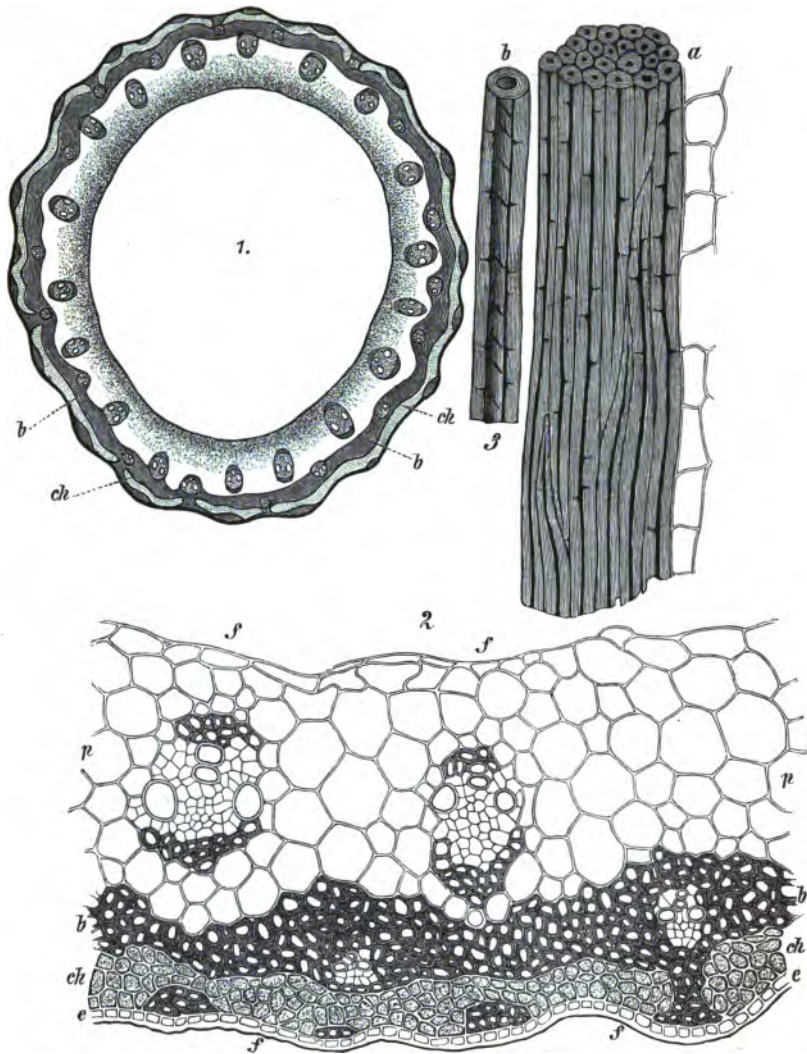


Fig. 10. Festigung des Getreidehalmes.

1. Roggenhalm im Querschnitte; im Innern die weite Markhöhle. Der in der Nähe der Oberhaut liegende dunkel gehaltene Festigungsring *b* besteht aus Bastfasern. Zwischen ihm und der Oberhaut liegt das aus grünen Zellen bestehende Assimilationsgewebe *ch*.

2. Ein Stück von Fig. 1 vergrößert dargestellt, um die sehr dickwandigen engen Zellen der Bastfaserhaut *b* zu zeigen. *ch* das dem Bastfaserhalm außen vorgelagerte

grüne Assimilationsgewebe, welches ebenso dünnwandige Zellen besitzt, wie das großzellige farblose Markgewebe p. An den mit f bezeichneten Punkten sieht man verschieden starke Fibrovasalstränge, welche ebenfalls durch einen Belag von Bastfasern gefestigt sind. e die Oberhaut.

3. Ein Bündel der Bastfasern (a) in der Längsansicht, oben quer durchschnitten, rechts grenzen einige der weiten dünnwandigen Markzellen an. Man sieht, daß die Fasern langgestreckte Zellen sind, welche mit spitzem Ende in einander geschoben und fest verkittet sind. Bei b ein Stück Bastfaser stärker vergrößert, um die dicke Membran mit schiefen spaltenförmigen Rißfalten zu zeigen.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln III.)

wo es in isolierten Bündeln auftritt, aus denen besonders die vorspringenden Rippen gefurchter Stengel bestehen, wie bei den Umbelliferen.

In den Stengeln der Monokotylen, besonders in den Halmen des Getreides kommt die Konstruktion eines Hohlzylinders aus Festigungsgewebe auf andere Weise zu stande, nämlich nicht mit Hilfe der Fibrovasalstränge, weil diese hier nicht in einem Kreise, sondern in zerstreuter Stellung den Halm durchziehen. Hier liegt unmittelbar unter der Epidermis eine ringförmige Zone, die aus engen dickwandigen Bast- oder Sclerenchymfasern besteht. Wenn solche Stengel zugleich grünes Rindgewebe besitzen, so bildet dieses einzelne Streifen, welche entweder in Durchbrechungen des Sclerenchymrohres oder in seichten Furchen, die dasselbe an der Außenseite zeigt, sich befinden, so daß im letzteren Falle der Festigungskörper nach dem Prinzipie des gerippten Hohlzylinders konstruiert ist (Fig. 10).

Die Blattstiele, Blattrippen und sonstige lange Blattgebilde sind in der Regel durch peripherisch angeordnete Bündel von Bastfasern oder Collenchym gefestigt.

Bei Pflanzentheilen, welche in der Erde oder im Wasser wachsen, wird eigentlich nur Zugfestigkeit in Anspruch genommen. Darum haben in den Stengeln der Wasserpflanzen, in Wurzeln und Rhizomen die festigenden Elemente, d. h. die Fibrovasalstränge meist eine zentrale Stellung, gemäß dem Prinzipie, daß wo es nur auf Zugfestigkeit ankommt, nicht die Form, sondern nur die Größe der Querschnittsfläche entscheidend ist.

Es kommt auch vor, daß von zwei mit einander verbundenen Pflanzentheilen der eine als festigender Schutz für den anderen dient. So bei den Halmen des Getreides und anderer Gramineen, wo die Blattscheide dem von ihr umgebenen Halmgliede diesen Dienst leistet. Dieselbe am Knoten des Halmes angewachsen umgibt das über dem Knoten stehende Stück des Halmgliedes bis zu beträchtlicher Länge. Jedes Halmglied hat aber unmittelbar über dem Knoten eine auf lange Zeit thätige Wachstumszone, und diese Stelle besteht daher aus jarten, in Vermehrung und Wachstum begriffenen Zellen, ohne ausgebildete mechanische Elemente. Schneidet man die Blattscheide am Knoten fort, so knickt fast von selbst der Halm an der darüber befindlichen weichen Stelle um, eben

weil ohne die denselben umfassende und haltende Scheide, welche kräftig mit mechanisch wirksamen Zellen ausgestattet ist, kein Halt mehr vorhanden ist.

Endlich können auch bloß einzelne Gewebe, die im Innern des Pflanzkörpers liegen und von besonderer Zartheit sind, durch Umscheidung oder Wechselagerung mit mechanischen Zellen einen Schutz vor Zerreißung oder Druck erhalten. So ist jeder der dünnen Fibrovasalstränge, welche zahlreich den Maisstengel durchziehen, von einer Scheide von Sclerenchymfasern eingeschlossen. Und in den Stengeln der dicotylen Kräuter und in den Stämmen und Ästen der Holzgewächse dienen die vorher erwähnten Bastfasern auch zum Schutze des zarteren Phloems oder Weichbastes, dem sie gewöhnlich auswendig vorgelegt oder mit welchem sie abwechselnd in konzentrischen Schichten gelagert sind.

Nähere Prüfung hat ergeben, daß die mechanisch wirkenden Zellen, besonders die Bastfasern, gewisse physikalische Eigenschaften besitzen, durch welche sie für ihren Dienst besonders tauglich erscheinen. Sie haben erstens eine gewisse Dehnbarkeit, die z. B. bei den Sclerenchymfasern bis zur Erreichung der Elasticitätsgrenze zwischen 0,44—1,5 pCt. schwankt. Ferner ist bei diesen Zellen das Festigkeitsmodul, d. h. die Zugkraft, bei welcher der Körper infolge von Dehnung zerreißt, sehr hoch, und dasselbe fällt auch meist mit dem Tragmodul, d. h. der Zugkraft, welche den Körper bis zur Elasticitätsgrenze auszu dehnen vermag, nahezu zusammen; es beträgt z. B. bei den Sclerenchymfasern pro Quadratmillimeter 15—20, in einigen Fällen selbst 25 Kilo.

Die normale Ausbildung der mechanisch wirkenden Zellen in den oberirdischen Organen ist von gewissen äußeren Kräften abhängig, am auffallendsten von der Einwirkung des Lichtes, indem dieselbe bei hellster Beleuchtung am vollkommensten, mit abnehmender Helligkeit des Standortes der Pflanze immer mangelhafter, in vollständiger Dunkelheit am schwächsten ausfällt. Wir bemerken nämlich hierbei einen immer schwächeren Grad der Wandverdickungen der Sclerenchymfasern, des Collenchyms und der Holzzellen und auch eine geringere Anzahl der Zellen, aus denen die mechanisch wirkenden Gewebekomplexe bestehen. Daher rührt die ebenso schrittweise abnehmende Festigkeit der Pflanzstengel, in je schwächerer Beleuchtung sie erwachsen sind; an den im Schatten oder in Wohnräumen wachsenden Pflanzen gegenüber den im freien offenen Felde stehenden ist dies überaus auffallend, und die ganz im Dunkeln gewachsenen Stengel zeigen, abgesehen von ihrem abnormen Wachstum, von welchem unten die Rede ist, durch ihre ungewöhnliche Schlaffheit wie mangelhaft ihre Festigungsgewebe ausgebildet sind. Auch das Lagern des Getreides erklärt sich auf diese Weise; es rührt her von einer ungenügenden Festigkeit der unteren Stängelglieder infolge zu starker Beschattung derselben. Darum tritt das Lagern nur bei geschlossenem Stande, nicht an einzeln frei wachsenden Getreidehalmen ein und auch nicht bei dünnstehendem Getreide, sondern nur bei dichtem Stande (weniger bei breitwürfiger, als bei dichter Drillsaat); darum endlich

zeigt es sich auch am meisten bei üppig wachsenden Getreidearten und -sorten, deren breite Blätter viel Schatten nach unten werfen, am häufigsten daher beim Weizen.

## VI. Die Gewebespannungen.

Die verschiedenen Gewebe, welche im Pflanzenkörper mit einander verbunden sind, befinden sich oft in einer gegenseitigen Spannung, indem das eine Gewebe das Bestreben hat sich stärker auszudehnen, aber daran durch ein anderes Gewebe verhindert wird, welches vielmehr das Bestreben hat, sich stärker zu verkürzen, als ihm durch die ziehende Kraft des ersteren gestattet wird. Isoliert man daher beide Gewebe, so folgt das erstere seinem Ausdehnungsstreben und wird länger, das letztere seinem Zusammenziehungsstreben und wird kürzer als beide vorher im Verbande waren. In dem Pflanzenteile ist also das erstere Gewebe, welches man in dieser Beziehung wohl auch Schwellgewebe nennt, in Druckspannung oder positiver Spannung, das letztere in Zugspannung oder negativer Spannung. In ganz jungen Pflanzenteilen besteht noch keine Gewebespannung, eben weil sie noch aus Meristem zusammengesetzt sind und also Gewebe mit verschiedenen Eigenschaften sich noch nicht differenziert haben. Sobald aber das letztere eintritt, pflegen sich auch Gewebespannungen einzustellen. Die Kräfte, welche das Ausdehnungsstreben der Gewebe hervorbringen, sind teils das Wachsen, teils der Turgor der Zellen. Daher ist die Gewebespannung gewöhnlich in solchen Pflanzenteilen am größten, welche in lebhaftem, auf Streckung der Zellen beruhendem Wachstum begriffen sind, nimmt mit dem Aufhören des Wachsens allmählich ab und ist in erwachsenen Teilen am geringsten. Darum wird auch die Gewebespannung, wenn man Schnitte durch Pflanzengewebe in Wasser einlegt, bedeutend erhöht, weil der Turgor der Zellen der Schwellgewebe sich vergrößert.

In den Stengeln der dicotylen Pflanzen befindet sich das Mark, solange es lebend und saftreich ist, in Druckspannung gegenüber den peripherischen aus Fibrovasalsträngen, Rinde und Epidermis bestehenden Geweben. Trennt man durch entsprechende Längsschnitte den Markcylinder von den peripherischen Geweben, so nimmt derselbe, namentlich wenn er ins Wasser gelegt wird, bedeutend größere Länge an als vorher. Es besteht also in solchen Stengeln eine Längsspannung. Aus demselben Grunde klaffen auch die Hälften eines solchen Stengels, wenn er der Länge nach gespalten wird, derart auseinander, daß die Außenseiten konvex werden; legt man solche gespaltene Stengel in Wasser, so schreiten die Krümmungen manchmal bis zu lockenförmigen Einrollungen fort, z. B. an den Blütenstäben von *Taraxacum officinale*. Auch eine Querspannung besteht in vielen Stengeln, indem die peripherischen Gewebe in tangentialer Richtung negativ gespannt sind durch die inneren Gewebe, wie sich durch die Verfürzung eines losgelösten Rindenringes oder durch das Klaffen eines Längseinschnittes zu erkennen giebt. Auch zwischen der Rinde und der Epidermis ist



eine gewisse Spannung vorhanden, bei welcher die erstere im Ausdehnungsstreben gegenüber der letzteren sich befindet. Selbst in der Epidermis finden wir eine Spannung, indem die Cuticula, welche die Außenwände der Epidermiszellen überzieht, gegen die nicht cuticularisierten Schichten dieser Zellwände negativ gespannt ist. Daher krümmt oder rollt sich ein abgezogener Streifen Epidermis nach außen zu ein.

Die Gewebespannungen zeigen periodische tägliche Schwankungen. Im allgemeinen tritt das Maximum gegen Sonnenaufgang ein, dann Sinken bis zu einem in die Mittags- oder Nachmittagsstunden fallenden Minimum, darauf wieder Steigen bis zum nächsten Morgen. Diese Periodizität läßt sich durch Änderung des Beleuchtungswechsels entsprechend ändern, sie ist daher durch die tägliche Beleuchtung induziert, doch ist ihr näherer Zusammenhang damit unbekannt.

## VII. Das Wachsen.

Eine Vergrößerung des Volumens kann zwar bei Pflanzenteilen schon durch Quellung oder Turgorerhöhung, also bloß infolge von Wasseraufnahme eintreten. Etwas anderes aber ist diejenige Zunahme, die man das Wachsen nennt; sie beruht auf einer Entstehung neuer Micellen von festem Stoff zwischen den schon vorhandenen; sie kann also auch nicht wie jene Prozesse durch Wasserentziehung wieder rückgängig gemacht werden.

Das Wachsen der Zellenbestandteile. Fast alle Formgebilde der Zellen zeigen während einer gewissen Zeit Wachstum, namentlich die Zellmembranen und die geformten Inhaltsbestandteile, besonders die Stärkemehlkörner. Die Zellmembran erfährt sowohl Flächen- als auch Dickenwachstum. An der jungen kleinen Zelle im Meristem ist die Membran ein sehr dünnes gleichförmiges Häutchen. Durch das Flächenwachstum derselben wird die Zelle immer größer, beziehentlich immer länger, wenn dasselbe vorwiegend nach einer Richtung erfolgt. Durch das Dickenwachstum hingegen wird die Membran immer dicker; dadurch kommen die oft sehr dickwandigen Zellen der mechanischen Gewebe zu stande. An Zellen, die zu Geweben verbunden sind, ist nur ein centripetales Dickenwachstum der Zellmembran, also gegen den Innenraum der Zelle zu möglich, weil außen die Zellen aneinander anstoßen. Dieses schreitet mitunter bis fast zum Verschwinden des Innenraumes fort (Fig. 11). Erfolgt es nicht an allen Punkten der Membran gleich stark, so ergeben sich auf der Membran nach innen vorspringende Verdickungen, die man in der Pflanzenanatomie als ringförmige, spiralförmige, neßförmige, leiterförmige, tüpfelförmige Verdickung bezeichnet. Bei Zellen mit freier Außenseite kann die Membran auch ein centrifugales Dickenwachstum erleiden, wodurch sie auf der Außenseite eine Zeichnung durch hervorragende und vertiefte Stellen erhält, wie namentlich bei den Pollenkörnern. Bei dem Dickenwachstum der Zellmembran handelt es sich um die alte Streitfrage, ob dasselbe durch Apposition oder durch Intussusception erfolgt, mit anderen Worten, ob neue Verdickungsschichten sich der Membran an-

lagern oder ob die ursprünglich homogene Membran sich in ihrer ganzen Dicke in die späteren Schichten differenziert und jede Schicht durch Aufnahme neuer Micellen zwischen die alten die definitive Dicke erreicht. Man kann nun aber in den meisten Fällen, wo sich dicke geschichtete Zellmembranen bilden, beobachten, daß die Schichten wirklich durch Differenzierung der Membran entstehen, nicht eine auf die andere abgelagert werden, und daß bei sehr dickwerdenden Membranen wenigstens die innersten Partien durch weitere Differenzierung in Schichten die Verdickung vermitteln. Dies führt zu der Vorstellung, daß die Zellmembranen all ihr Wachstum überhaupt durch Intussusception, also durch Zwischenlagerung neuer Micellen von Zellstoff zwischen die vorhandenen bewirken, also nicht bloß beim Flächenwachstum, wo der Prozeß selbstverständlich nur auf diese Weise erfolgen kann, sondern auch beim Dickenwachstum. Auch die Art, wie die Stärkekörner sich vergrößern, zwingt uns ein Wachsen durch Intussusception anzu-

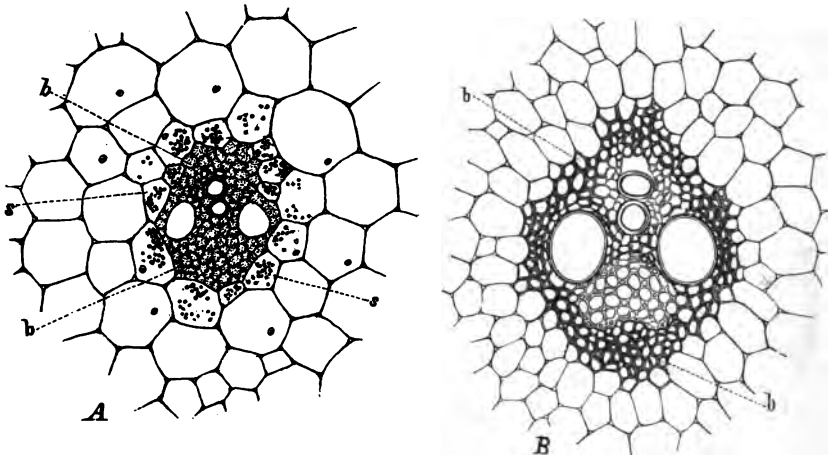


Fig. 11. Dickenwachstum der Zellmembranen der Bastfasern.

Querschnitt eines Fibrovasalstranges des Maisstengels, A im jugendlichen, B im erwachsenen Zustande, bei gleicher Vergrößerung. Der Fibrovasalstrang ist von großzelligem Markgewebe umgeben.

Im fertigen Zustande B besteht der ganze periphere Teil des Fibrovasalstranges aus Bastfasern b, deren hier dunkel gehaltene Membranen so stark verdickt sind, daß der Innenraum der Zelle sehr verengt ist. Im jugendlichen Zustande A ist diese Bastischeide noch nicht entwickelt, die peripherischen Zellen des Fibrovasalstranges b alle noch sehr dünnwandig. Das Material für das Dickenwachstum der Zellmembranen liegt hier aufgespeichert in Form vieler kleiner Stärkekörnchen, mit welchen die im Kreise um den Fibrovasalstrang liegenden Markzellen s erfüllt sind (Stärke Scheide); nach Ausbildung der Bastfasern in B ist dieser Stärkervorrat erschöpft.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln XXIV.)



nehmen, nicht ein Anlagern neuer Teilchen von außen, so wie beim wachsenden Kristall. Das fertige Stärkekorn, z. B. das der Kartoffelknolle, zeigt nämlich viele in einander geschachtelte Schichten, die um einen excentrisch liegenden Mittelpunkt liegen; die Schichtung ist bedingt durch eine dichtere wasserärmere und eine weichere wasserreichere Substanz, dabei ist stets die oberflächliche Schicht aus der dichteren, die innerste Partie aus der weicheren Masse gebildet. In der jungen Knolle sind die Stärkekörner noch sehr klein, ungeschichtet, ganz aus dichter Substanz bestehend, erst während des Wachsens treten die Schichtungen auf, aber immer bleibt dabei die oberflächliche Schicht aus dichter Substanz gebildet (Fig. 12). Es muß also auch hier das Wachsen durch Intussusception und Differenzierung in Schichten erfolgen. Man hat sich demnach das Wachsen der pflanzlichen Zellgebilde überhaupt so vorzustellen, daß in der Substanz des wachsenden Gebildes aus einer dieselbe imbibirenden Lösung des plastischen Materiales sich feste Micellen in der chemischen Form des wachsenden Gebildes zwischen den alten Micellen abspalten. In welcher chemischen Verbindung das Baumaterial in das wachsende Gebilde eintritt, ist nicht näher bekannt; jedenfalls müssen es

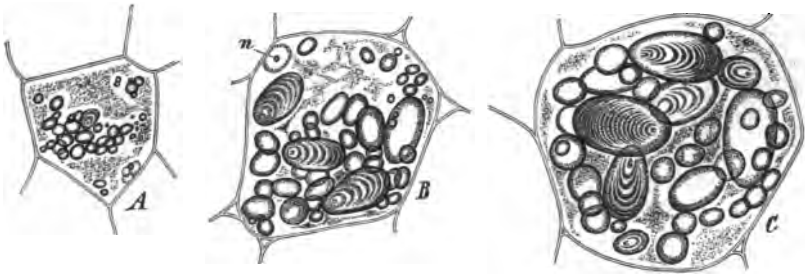


Fig. 12. Wachstum der Stärkekörner.

Zellen der Kartoffelknollen in verschiedenem Alter mit den darin enthaltenen Stärkemehlkörnern bei gleicher Vergrößerung: A aus einem Knollen von 0,5 cm, B aus einem solchen von 2 cm Durchmesser, C aus einem erwachsenen Knollen. In A sind die Stärkemehlkörner höchstens 13,5 Mikromillimeter ( $= \frac{1}{1000}$  mm), in B 35, in C 54 Mikromillimeter lang. An den größeren Stärkekörnern ist die excentrische Schichtung deutlich erkennbar, welche mit dem Wachsen durch innere Differenzierung zunimmt. Bei n der Zellkern.

(Frank u. Eschsch, Wandtafeln VI.)

in Wasser lösliche Verbindungen sein, welche aus der eigenen Zelle oder aus Nachbarzellen dem Gebilde zugeführt werden. Es scheint, daß dazu die Gegenwart lebenden Protoplasmas allgemein notwendig ist, denn eine Zellmembran zeigt Flächen- wie Dickenwachstum nur solange, als ihr inwendig ein lebender Primordialschlauch anliegt; auch die wachsenden Stärkemehlkörner liegen immer im lebenden Protoplasma der Zelle eingebettet. Wie das Protoplasma beim Wachsen der Zellengebilde mitwirkt, ist im näheren noch nicht bekannt.

Das Wachsen der ganzen Pflanze ist nichts weiter als eine Summierung der an sich geringen Vergrößerungen, welche die einzelnen Zellen infolge des Flächenwachstums ihrer Membranen erleiden. Denken wir uns die ganze Pflanze aus einer einzigen Zelle bestehend, wie die großen einzelligen Algen *Vaucheria*, *Caulerpa* etc., so ist eben das Flächenwachstum der Membran dieser einen Zelle mit dem Wachsen der Pflanze gleichbedeutend. Bei anderen Pflanzen ist nur der Unterschied, daß mit dem Wachsen der Zelle eine Fächerung derselben durch Querscheidewände oder mit anderen Worten eine Vermehrung der Zellen verbunden ist. Es tritt hier, wie wir oben gesehen haben (Fig. 3), eine Teilung der Zellen in je zwei einander gleich große Tochterzellen ein, deren jede zunächst von halber Größe der Mutterzelle ist und dann durch Wachsen wiederum sich vergrößert. Es ist leicht begreiflich, daß durch die bloße Vermehrung der Zelle, da sie nur eine Fächerung des ursprünglichen Zellraumes bedingt, niemals wirkliches Wachsen einer Zelle oder einer Pflanze möglich sein würde, sondern daß das letztere immer nur durch Flächenwachstum der Zellmembranen erzielt wird. Mit dieser Fächerung der wachsenden Zellen hängt es auch zusammen, daß das Größerwerden der Pflanze allerdings mit einer entsprechenden Vermehrung der Zahl ihrer Zellen Hand in Hand geht und daß die Zellen, aus welchen eine erwachsene Pflanze besteht, nicht größer sind, als diejenigen einer jüngeren Pflanze. Bei den meisten Pflanzenteilen pflegt das Wachsen in einer Richtung vorzuherrschen: Wurzeln, Stengel, Blatt- und Blütenstiele wachsen hauptsächlich in die Länge, Blattspitzen vorwiegend in der Flächenrichtung, ältere Stengel und Stämme einzig und allein in die Dicke. Selbstverständlich fällt dann allemal denjenigen Zellmembranen, welche in der Richtung dieses Wachstums liegen, die Vermittelung des Wachstums zu; wir sehen daher z. B. in Pflanzenteilen, die lebhaftes Wachstum in die Länge zeigen, die Zellen auch gerade in dieser Richtung länger werden. Es ist nun eine allgemeine Regel, daß bei der Fächerung der Zellen in wachsenden Organen die sich bildenden Querscheidewände die Wachstumsrichtung rechtwinklig schneiden, woraus also folgt, daß die Zahl der Zellen in dieser Richtung vorwiegend sich vermehrt und daß dieselben gewöhnlich in dieser Richtung in Reihen geordnet sind (Fig. 14,2).

Die Pflanze wächst nicht so wie der Tierkörper, der während seiner Wachstumsperiode sich in allen Teilen und Gliedern proportional vergrößert. Schon wenn die Pflanze beim Keimen aus dem Samen hervortritt, zeigt sie den Zuwachs lokalisiert auf gewisse Punkte oder Partien, und während des ganzen Aufwachsens einer Pflanze finden wir an ihr eine Menge Glieder, die in ihrer Größe vollkommen unverändert bleiben, während das Wachsen nur an bestimmten Punkten des Körpers fortschreitet. Wir nennen diese Stelle bei den in die Länge wachsenden Organen den Vegetationspunkt, und wo es sich um eine ringförmige Zone, welche die Verdickung eines Organes bewirkt, handelt, den Vegetations- oder Verdickungsring. Entsprechend ihrer Aufgabe ist jede solche Stelle auch ganz und gar aus einer besonderen Art von Zellen zusammen-

gesetzt; diese Gewebeart heißt Meristem oder Teilungsgewebe. Dasselbe muß eben aus lauter Zellen bestehen, welche Wachstums- und Teilungsfähigkeit besitzen; darum sind das verhältnismäßig kleine, isodiametrische Zellen mit sehr dünnen Membranen, mit nichts weiter erfüllt als mit reichlichem Protoplasma, in welchem ein großer Zellkern liegt; diese Zellen sieht man tatsächlich in lebhafter Teilung begriffen, und sie sind angeordnet in Längsreihen, die nach dem Vegetationspunkte hin zusammenlaufen, in Folge des Gesetzes der rechtwinkligen Schneidung der Wachstumsrichtung durch die Zellteilungswände. In den erwachsenen Partien desselben Organes sind aus jenen meristematischen Zellen ganz andere Arten von Zellen geworden; wir haben hier im Gegensatz zu dem Meristem die Dauergewebe vor uns, die nun keines Wachstums mehr fähig sind, sondern andere, für die verschiedenen Funktionen des Organes zweckentsprechende Eigenschaften angenommen haben. Zwischen den Zellen des Meristems und denjenigen der Dauergewebe läßt sich ein allmählicher Übergang verfolgen, der dem schrittweisen Übergang der wachstumsfähigen in die nicht mehr wachsende Partie entspricht.

Alle Wurzeln und viele Stengel wachsen an ihrer Spitze, sie haben also einen endständigen oder terminalen Vegetationspunkt. Wenn man eine kräftige Wurzel einer Bohne oder Erbse frei wachsen läßt und auf ihr von der Spitze aus mit Farbe Querstriche aufgetragen hat, die alle 1 mm weit von einander entfernt stehen, so sind, nachdem die Wurzel etwa einen Tag lang weiter gewachsen ist, nur diejenigen Marken, welche in dem 3 bis 4 mm langen Stück an der Spitze gelegen hatten, auseinander gerückt (Fig. 16). Bei dünneren Wurzeln ist die wachsende Region der Spitze noch viel kürzer. Die Wurzelspitze besteht in der That aus Meristem, und dieses geht schon wenige Millimeter dahinter in Dauergewebe über. Der Vegetationspunkt der Wurzelspitze (Fig. 13) ist von der Wurzelhaube oder Wurzelmütze bedeckt, d. i. eine hautartige kleine Kappe, welche fest auf dem Vegetationspunkte aufgewachsen ist und augenscheinlich dem zarten Meristem einen Schutz gegen Druck und Verletzung gewährt. Sie besteht aus länglich runden Zellen, die etwas größer als die Meristemzellen sind und deren äußere Membranschicht häufig eine Neigung zu schleimigem Aufquellen zeigt. Die nach außen liegenden ältesten Zellen der Wurzelhaube werden allmählich abgestoßen, während in demselben Maße von dem Meristem aus die Wurzelhaube durch neue Zellen immer wieder regeneriert wird (Fig. 13). Bei denjenigen Stengeln, welche Spitzenwachstum besitzen, liegt der Vegetationspunkt an der obersten Spitze, und ist dann gewöhnlich von vielen jungen Blättern umhüllt, mit denen er zusammen die Gipfelknospe darstellt. Denn an dieser Stelle sind die Stengelglieder zwischen den einzelnen Blättern noch äußerst kurz, so daß die jungen Blätter dicht übereinander stehen. Der Vegetationspunkt erscheint hier als eine kuppen- oder kegelförmige Endigung des Stengels, welche ganz und gar aus Meristem besteht und an deren Seiten wenig unterhalb des Scheitels bereits die ersten Anlagen der Blätter,

die dieser Stengel tragen wird, sichtbar werden in Form kleiner Höcker, die ebenfalls ganz aus Meristem bestehen; weiter rückwärts folgen immer größere Anlagen, die mehr und mehr in deutliche junge Blätter übergehen (Fig. 14). Die Verzweigung der Wurzel und der Stengel wird auch durch Vegetationspunkte vermittelt, die an den Seiten dieser Teile sich bilden, bei den Stengeln in der Achsel

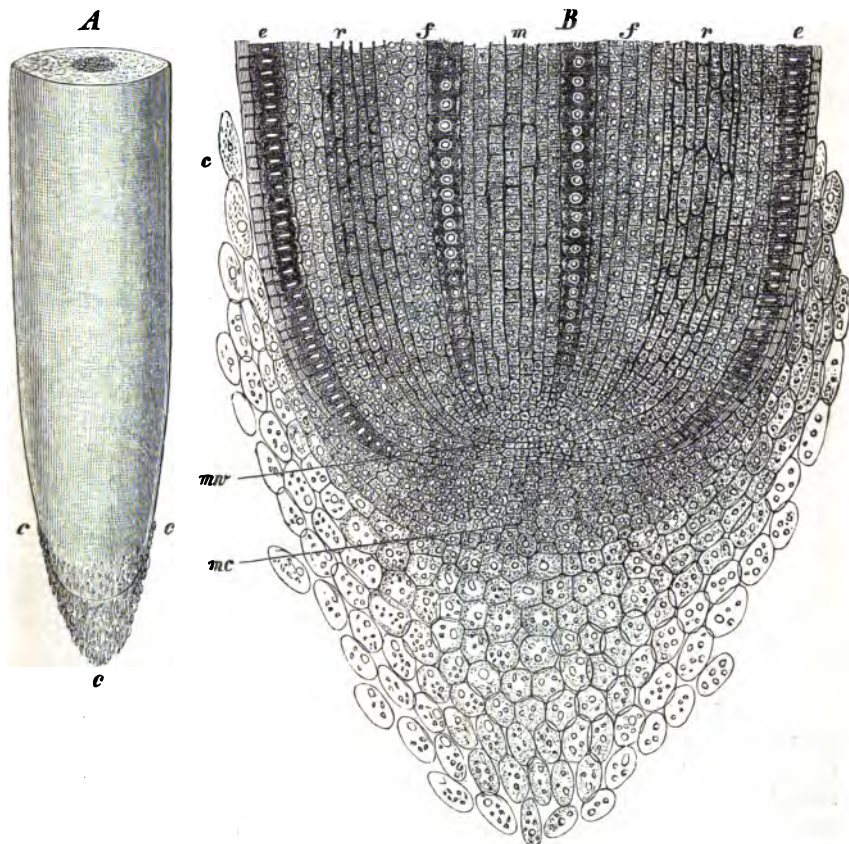


Fig. 13.

A. Spitze einer Maiswurzel mit der auf dem Vegetationspunkte am unteren Endesitzenden Wurzelhaube c.

B. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt. Derselbe zeigt bis zu der Stelle mw das Meristem der Wurzel, bestehend aus kleinen, mit Plasma und Zellkern erfüllten Zellen, die weiter nach oben erst allmählich in die Dauergewebe übergehen, nämlich in die Epidermis e, die Rinde r, das Mark m und die Fibrovasalstränge f. Mit der Wurzelspitze verwachsen ist das Meristem der Wurzelhaube mc, aus welchem die größeren Zellen der eigentlichen Wurzelhaube c abstammen. Nach Sachs.

der Blätter an der Stengeloberfläche, wo sie schon sehr früh angelegt werden und samt ihren ersten Blattbildungen die Achselknospen darstellen, bei den Wurzeln dagegen endogen, d. h. im Innern des Wurzelskörpers und zwar aus dem

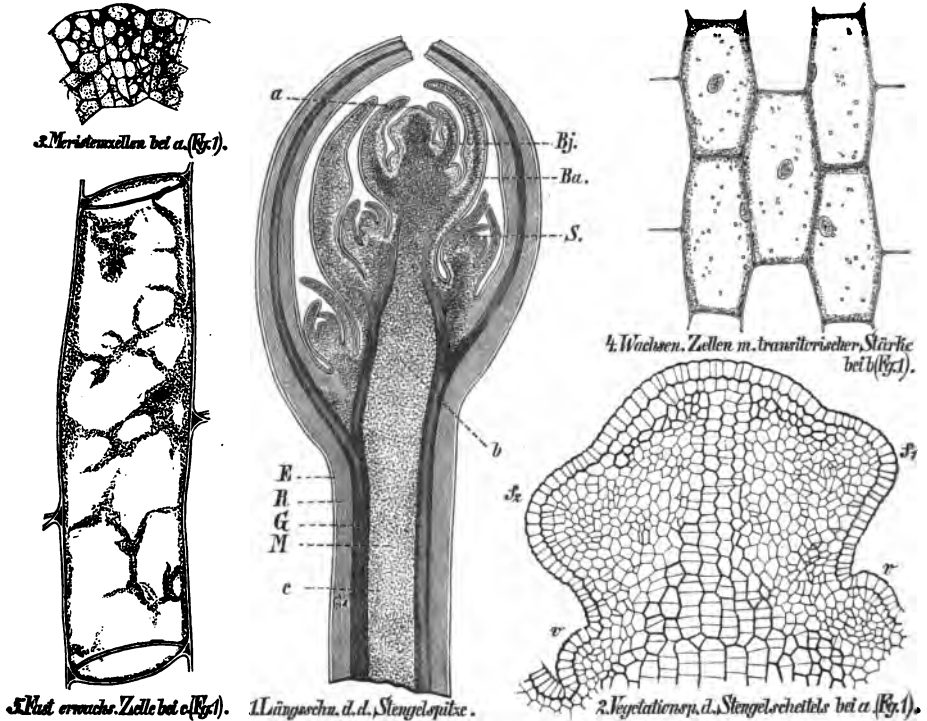


Fig. 14. Die wachsende Stengelspitze von *Phaseolus multiflorus*.

In 1 ist die ganze Stengelspitze schwach vergrößert; a ist der Vegetationspunkt des Stengels mit seinen Blattanlagen (Bj eine jüngere, Ba eine ältere Blattanlage, weiter unten folgen noch ältere und größere Blattanlagen); bei S die Vegetationspunkte der Seitenzweige, welche in den Achseln der Blattanlagen sich bilden. In 2 ist der Stengels Vegetationspunkt stärker vergrößert, um zu zeigen, daß er noch aus lauter gleichförmigen Zellen zusammengesetzt ist, denn die verschiedenen Gewebe des fertigen Stengels (E Epi- dermis, R Rinde, G Gefäßbündel, M Mark in 1) treten erst in weiterer Entfernung vom Stengelschutts auf; f<sub>1</sub>, f<sub>2</sub> die ersten Anlagen der Blätter, v v diejenigen der Vegetationspunkte der Seitenzweige. Um zu zeigen, wie die Zellen des Stengels all- mählich größer werden, sind von den drei Stellen a b und c der Figur 1 die daselbst liegenden Markzellen in 3, 4 und 5 bei gleicher Vergrößerung dargestellt; in 3 die Meristemzellen mit Plasma reich erfüllt, in 4 im wachsenden Zustande mit transito- rischer Stärkebildung, in 5 erwachsen, wo die Stärke wieder verschwunden ist.

(Frank u. Eschsch, Wandtafeln XIII.)

Pericambium vor den Fibrovasalsträngen, so daß die Seitenwurzeln die Rinde der Hauptwurzel durchbrechen, um hervorzuwachsen; ihre Anlage vor den in

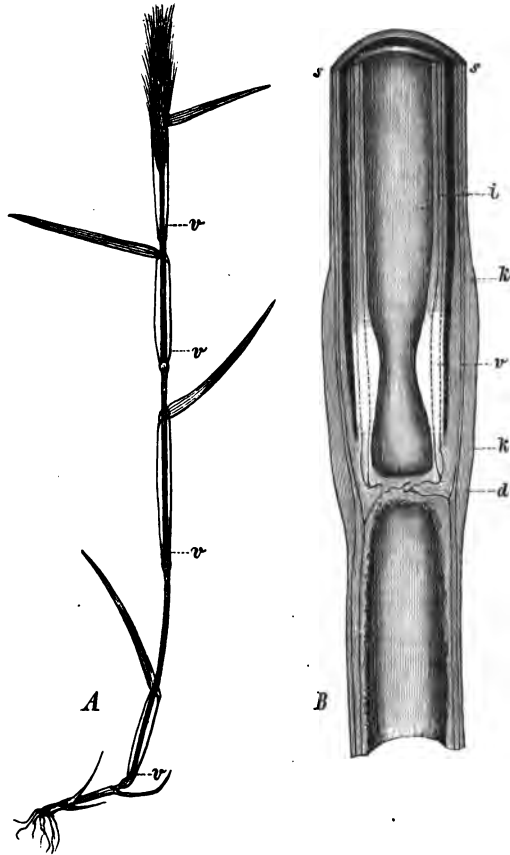


Fig. 15. Wachstum des Getreidehalmes durch intercalare Vegetationspunkte.

A. Getreidehalm mit durchsichtig gedachten Blattstücken; an den schwarz ausgeführten Punkten bei v oberhalb der Knoten die Vegetationspunkte am Grunde jedes Halmgliedes.

B. Ein Stück des Halmes an einem Knoten, der Länge nach halbiert und vergrößert dargestellt. Bei d ist die Grenze zweier Halmglieder, wo die Höhlung des Halmes allemal durch eine Scheidewand unterbrochen ist; hier sitzt auch die Blattstübe ss an, welche das nächste Halmglied umgiebt und bei kk den Knoten bildet. Das in diese Scheide eingeschlossene Halmglied hat an der Basis seinen Vegetationspunkt v, in der hier weiß gehaltenen Partie; dieser ist es, durch welchen das Halmglied sich verlängert. (Frank u. Eschirch, Wandtafeln XXIII.)

bestimmter Anzahl vorhandenen Fibrovasalsträngen bedingt, daß sie in 2, 3, 4 oder mehr Reihen an der Hauptwurzel entspringen.

Manche in die Länge wachsende Organe haben keinen terminalen, sondern einen intercalaren, beziehentlich basalen Vegetationspunkt, d. h. die aus Meristem zusammengesetzt bleibende, das Wachsen vermittelnde Partie liegt am Grunde oder an gewissen in der Kontinuität des Organes eingeschalteten Stellen, während die Spitze am frühesten zu wachsen aufhört und den ältesten Teil des Organes darstellt. So verhalten sich die langen und schmalen Blätter der Monokotylen, also aller Gräser und Getreidearten (Fig. 15), diejenigen der Zwiebelgewächse u., wo allein der Scheidenteil und die Basis der Blattfläche das Längenwachstum vermitteln. Von Stengeln gehören diejenigen hierher, welche eines endständigen Vegetationspunktes entbehren, weil sie schon in früher Jugend auf ihrer Spitze eine Blüte oder einen Blütenstand entwickeln, also die Blütenstände vieler Monokotylen und Dikotylen und die Halme der Gräser und Getreidearten. Die letzteren haben an der Basis eines jeden Halmgliedes, unmittelbar über der Ansatzstelle der Blattscheide am Halmknoten eine solche weiche meristematische Region (Fig. 15), die hier durch die Umhüllung der Blattscheide geschützt, die Streckung des Halmgliedes und daher das charakteristische Hervorschieben desselben aus den Scheiden bewirkt, wenn das Getreide in den Halm schießt.

Das andauernde Wachstum in die Dicke, wie es die Stämme, Äste und Wurzeln der Bäume und Sträucher zeigen, wird vermittelt durch den Verdickungsring, welcher gewöhnlich den Namen Cambiumring führt, eine ringförmige Zone von Meristem, welche zwischen Holz und Rinde liegt (Fig. 7). Von den neugebildeten Zellen desselben werden die nach innen zu abgeschiedenen zu Elementen des Holzkörpers, die nach außen zu liegenden zu Zellen der Rinde ausgebildet; infolge dessen erfahren der Holzkörper durch Auflagerung neuer Schichten nach außen und in schwächerem Grade die Rinde durch Anlagerung neuen Gewebes von innen eine fortschreitende Verstärkung. Beim Holzkörper sind die durch die Wachstumsthätigkeit des Cambiums alljährlich gebildeten ringförmigen Zonen unter dem Namen Jahresringe bekannt. Die Zellteilung der Cambiumzellen erfolgt durch Längsscheidewände, welche immer der Oberfläche des Stammes parallel stehen, wiederum nach dem Gesetze der rechtwinkligen Schneidung der Wachstumsrichtung. Es wird also immer in radialer Richtung die Zahl der Cambiumzellen vermehrt, und daraus folgt auch, daß die aus ihnen hervorgegangenen Holzzellen und Markstrahlzellen deutlich in radialer Richtung angeordnet sind, nämlich immer so laufen, daß sie den Cambiumring rechtwinklig schneiden. Die Linien, die sich dadurch auf dem Querschnitte ergeben, hat man auch als Periclinen und Anticlinen unterchieden, die ersteren sind die der Oberfläche parallelen (also Cambiumring und Jahresringe), die letzteren die, welche jene schneiden (also Markstrahlen). Aus demselben Gesetze der rechtwinkligen Schneidung folgt auch, daß nur bei völlig konzentrischem Dicken-

wachstum die Anticlinen gerade Linien sind, dagegen bei excentrischem, also einseitig stärkerem Wachstum zu Kurven werden, welche der Seite stärkeren Wachstums ihre Konvergenz zukehren, wie an jedem excentrisch gewachsenen Stamme, Aste oder Wurzel zu sehen ist.

Zu einer vollständigen Erkenntnis des Wachsens bedarf es der Feststellung der drei Begriffe: Größe, Geschwindigkeit und Dauer des Wachstums, sowie der Ermittlung der äußeren Kräfte, welche das Wachsen beeinflussen.

### 1. Die Wachstumsgröße

ist die ganze Dimensionszunahme, welche ein wachsender Pflanzenteil von dem Momente seiner Entstehung bis zum Abschlusse des Wachsens erfährt. Sie pflegt für jede Pflanzenspezies und auch für jedes Organ in gewissen Grenzen unabänderlich konstant, aber je nach Spezies und Organen sehr ungleich zu sein. Denn in ihrer ersten Anlage am Vegetationspunkte des Stengels sind z. B. die langen Blätter des Getreides, und anderer langblättriger Pflanzen, selbst die mächtigen Blätter der Bananen, Palmen u. nicht sehr wesentlich an Größe verschieden von den Anlagen der Blätter sehr kleinblättriger Pflanzen. Wie alle spezifischen Eigentümlichkeiten ist auch diese zunächst nicht weiter erklärbar. Doch werden wir unten sehen, daß durch Einwirkung äußerer Kräfte die Wachstumsgröße eines und desselben Organes bis zu gewissem Grade beeinflusst wird.

### 2. Die Wachstumsgeschwindigkeit

wird gemessen durch die Größe, um welche ein wachsender Pflanzenteil während einer als Zeiteinheit angenommenen Dauer zunimmt. Wählt man dazu gleiche Zeiten, z. B. eine Stunde oder einen Tag, so läßt sich die Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Pflanzen und Pflanzenteile vergleichen. Mit Hilfe besonderer Apparate, sogenannter Auxanometer (Zeiger am Bogen, selbstschreibender Registrierapparat, Ablesemikroskop), lassen sich selbst geringe Wachstumszunahmen sichtbar und meßbar machen. Auch die Wachstumsgeschwindigkeit ist je nach Spezies und Pflanzenteilen überaus verschieden, wird aber durch äußere Kräfte bedeutend beeinflusst, so daß die Vergleichung der den einzelnen Pflanzen und Pflanzenteilen spezifisch eigenen Wachstumsgeschwindigkeit nur unter gleichen und konstanten äußeren Verhältnissen zulässig ist.

Beispiele besonders schnellen Wachstums zeigen z. B. die Stämme des Bambusrohrs, welche zur Zeit des stärksten Wachstums in 24 Stunden um 0,609—0,913 m sich verlängern, das Blatt von *Victoria regia*, welches in 24 Stunden 308,3 mm in die Länge, 367 mm in die Breite wächst, die Staubfäden des Weizens und Roggens, welche während des Hervorstreckens zwischen den Spelzen in circa  $\frac{1}{2}$  Stunde von 2—3 mm auf 12—15 mm wachsen. Auch viele größere Pilze sind durch ein sehr rasches Wachstum ausgezeichnet; an den Stielen von *Coprinus* ist z. B. ein Wachstum um 13,5 mm pro Stunde ge-



messen worden. Ungewöhnlich langsames Wachstum haben die stein- und rindebewohnenden Flechten, die vielfach in ein- oder mehrjährigen Fristen nur um wenige Millimeter zunehmen.

Die Geschwindigkeit des Wachstums ist vom Beginn bis zum Abschlusse desselben nicht gleichmäßig, wie sich namentlich bei solchen Pflanzenteilen zeigt, die in verhältnismäßig kurzer Zeit ihr Wachstum beendigen. Dasselbe beginnt langsam, beschleunigt sich dann mehr und mehr bis zu einem Maximum, und verlangsamt sich von da ab wieder allmählich bis zum Aufhören. Dieser Wechsel der Geschwindigkeit läßt sich durch eine Kurve darstellen, wie es das Bild Fig. 16 zeigt, welches die verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeiten fixiert hat, die jedes Querstück einer Wurzel einmal durchläuft, und welches in ähnlicher Weise auch von den aufeinanderfolgenden Gliedern eines wachsenden Stengels, von Blättern u. s. f. sich gewinnen läßt. Bei Pflanzenteilen, deren Wachstumsdauer etwas länger ist, kann das Maximum einige Zeit andauern, wonach natürlich die Kurve jeweils eine andere Gestalt annimmt. Meistens fällt die größte Wachstums-*geschwindigkeit* in die erste Hälfte der Wachstumsdauer, die Kurve steigt also steiler bis zum Maximum und fällt dann weniger steil ab, zuletzt immer flacher verlaufend. Man hat diesen charakteristischen Gang die große Kurve oder große Periode des Wachstums genannt. Innerhalb derselben treten allgemein fortwährende sehr kleine, nur mit feinen Instrumenten wahrnehmbare, stoßweise Änderungen der Geschwindigkeit ein, die aber auch von äußeren Einflüssen unabhängig sind und ebenfalls auf unbekannten inneren Ursachen beruhen.

### 3. Die Wachstumsdauer

ist diejenige Zeit, welche vergeht von dem Beginne bis zum Ende des Wachstums eines Organes. Sie ist ebenfalls je nach Pflanzenarten und Pflanzenteilen sehr verschieden. Selbstverständlich ist sie bei kurzlebigen Pflanzen und Organen kurz; so kann sie bei rasch sich entwickelnden Pilzen, Blüten und Blütenständen in wenigen Stunden vollendet sein, während bei langlebigen Pflanzen gewisse Organe und Gewebe, wenn auch mit periodischen Unterbrechungen, während der ganzen Lebensdauer der Pflanze zu wachsen fortfahren, wie die Gipfelknospe des Hauptstammes vieler Coniferen und der Cambiumring aller Baumstämme.

In unserem Klima, wo die Vegetation eine winterliche Ruhe hat, zeigt die Wachstumsdauer, wenigstens bei den mehrjährigen Pflanzen, eine bestimmte Beziehung zu den Jahreszeiten, ohne daß sie etwa mit der Dauer günstiger Vegetationstemperatur zusammenfiel. Bei den Frühlingspflanzen ist das Austreiben auf wenige Wochen im Frühlinge beschränkt. Beim Aus schlagen der Bäume kommt das Wachsen des neuen beblätterten Triebes sehr bald wieder zum Stillstand, indem der Vegetationspunkt seine Thätigkeit einstellt und sich als Knospe abschließt, die während des ganzen Sommers, Herbstes und Winters bis zum nächsten Frühjahr ruht; nur Wasserschosse, Stockaus schläge und andere mit reicher Nahrung versorgte Baumtriebe wachsen wohl den ganzen Sommer

lang fort. Das Dickenwachstum des Baumstammes, also die Bildung des Jahresringes des Holzkörpers beginnt mit der Belaubung im Frühjahr, schreitet aber auch nicht bis zum Beginn des Winters fort, sondern kommt oft schon im August zum Abschluß. In den Baumwurzeln dagegen geht dieses Dickenwachstum, offenbar ermöglicht durch den Schutz des Erdbodens gegen die Winterkälte, viel länger fort; es erreicht bei der Eiche Ende Februar, bei der Esche im März, bei Apfel- und Kirschbaum im April seinen Abschluß, um schon im Mai oder Juni wieder zu erwachen. In ähnlicher Weise setzt sich auch das Längenwachstum der feinen Baumwurzeln bis in den Winter hinein fort.

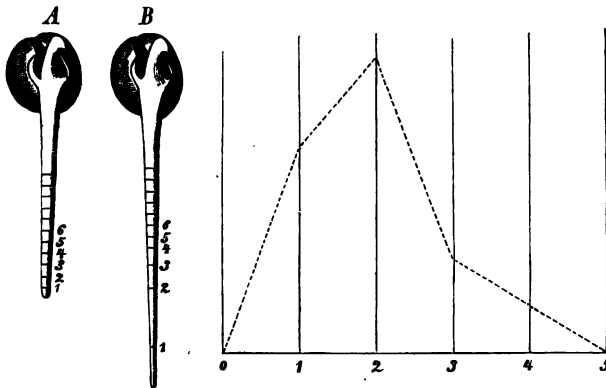


Fig. 16. Das Wachsen der Wurzel.

Eine Erbsenwurzel, welche so wie in A mit schwarzen Querstrichen von 1 mm Entfernung markiert wird, zeigt nachdem sie einige Zeit gewachsen ist, die Marken wie in B, zum Beweis, daß sie nur an ihrer Spitze wächst. Aus der ungleichen Geschwindigkeit, mit welcher die einzelnen hinter der Spitze liegenden Regionen gewachsen sind, läßt sich die daneben gezeichnete große Kurve des Wachstums konstruieren, wo die Zuwächse der einzelnen Abschnitte 1—5 in entsprechender Vergrößerung aufgetragen sind; die punktierte Linie giebt dann die Kurve.

Es geht daraus hervor, daß die einzelnen Teile perennierender Pflanzen unseres Klimas jedenfalls eine alljährliche Ruheperiode ihres Wachstums innehalten, die nicht mit dem eigentlichen Winter zusammenfällt. Darum kann dieselbe auch nicht die unmittelbare Folge des das Wachsen hemmenden Wärmemangels im Winter sein. Nur bei wenigen Pflanzen ist sie dies wirklich, wie bei *Bellis perennis*, welche zu jeder Zeit im Winter ihre Blütenstände austreibt, sobald genügende Wärme herrscht. Aber bei den anderen perennierenden Pflanzen sehen wir die Winterruhe auch dann zu ihrer Zeit eintreten und andauern, wenn die äußeren Bedingungen für das Wachsen erfüllt sind. Unsere Holzpflanzen, sowie die Wurzelstöcke, Knollen und Zwiebeln krautartiger Pflanzen verbleiben in der Ruheperiode, auch wenn sie im Herbst denjenigen Tem-

peraturen ausgesetzt sind, welche im Frühlinge das Wachstum anregen. Und umgekehrt belauben sich z. B. in Nizza, wo die dort einheimischen Bäume schon im Januar treiben, unsere dort eingeführten nordischen Bäume erst im April. Selbst nordische Getreidesorten behalten in wärmeren Klimaten ihre schnellere Entwicklungsdauer bei, während das Umgekehrte eintritt, wenn südliche Sorten in kälteres Klima kommen. Die jährliche Periodizität ist also bei diesen Pflanzen zu einer bis zu gewissem Grade von äußeren Einflüssen unabhängigen, der Pflannennatur inhärenten Eigenschaft geworden. Eine nähere Erklärung dafür besitzen wir nicht. Aber es ist unverkennbar, daß diese Periodizität da, wo sie vorhanden, und so wie sie sich geregelt hat, mit dem Leben und den Bedürfnissen der Pflanze in vorteilhaftem Einklange steht. Eine gewisse Beeinflussung der Ruheperiode durch günstige Wachstumstemperaturen findet jedoch statt, wie die Thatfache des Frühtreibens beweist. Man kann dadurch nämlich die Ruheperiode zwar nicht aufheben, aber doch abkürzen. Weinstock, Flieder, Koffkastanie, Obstbäume zc. treiben, wenn man sie oder Zweige von ihnen zur Winterszeit in ein Warmhaus bringt, oft schon zu Weihnachten; Hyacinthen, Tulpen, Maiblümchen zc. kann man ebenfalls schon im Winter zum treiben bringen.

#### 4. Beeinflussung des Wachstums durch äußere Factoren.

Verschiedene äußere physikalische und chemische Kräfte, deren Einwirkungen die Pflanze dauernd ausgesetzt ist, beeinflussen sowohl die Wachstumsgeschwindigkeit als auch die Wachstumsgröße. Dahin gehören besonders folgende.

1. Temperatur. Jede Pflanze erfordert zu ihrem Wachstum eine gewisse Temperatur; fehlt dieselbe, so kommt das Wachsen zum Stillstand. Es darf für das Wachsen weder zu kühl noch zu warm sein; es läßt sich nämlich genau feststellen, daß nicht bloß, wenn wir das Medium, in welchem ein wachsender Pflanzenteil sich befindet, bis zu einem gewissen Punkte abkühlen, sondern auch wenn wir es bis zu einem gewissen Thermometergrade erwärmen, das Wachsen aufhört und nicht eher wieder beginnt als bis die Temperatur wieder in diese Grenzen zurückgegangen ist. Wir finden auf diese Weise zwei Temperaturgrade, die wir als die untere und obere Temperaturgrenze des Wachstums bezeichnen. Aus den folgenden Angaben ist ersichtlich, daß dies noch keine tödtlichen Temperaturgrade sind; die Pflanze bleibt also nahe jenseits dieser Temperaturen am Leben, aber sie ist im Wachsen behindert. Nachdem jetzt bei zahlreichen Pflanzen diese Temperaturen durch Versuche ermittelt worden sind, wissen wir, daß bei den einzelnen Pflanzenarten die Temperaturgrenzen des Wachstums ziemlich ungleich, aber bei jeder konstant liegen. Bei vielen Pflanzen hat man dies je nach dem Eintreten oder Nicht-eintreten der Reimung der Samen, die man in verschiedenen konstanten Temperaturen zur Reimung auslegte, bestimmt, weil ja das Hervortreten der Reimteile ein

Wachstumsvorgang ist. Die Temperaturgrenze der Keimung ist wie nachstehend bestimmt worden.

### 1. Untere Temperaturgrenze.

Weizen, Roggen, Gerste, Hafer, Zuckerrübe, Buchweizen, Hanf, Kresse, Raps, Rohn, Letn, Rotklee, Erbse, Saubohne . . . . .	etwas unterhalb	+	4,5° C.
Mais, Kummel . . . . .	"	"	+ 10,5 "
Tabak, Kürbis . . . . .	"	"	+ 15,6 "
Gurke . . . . .	"	"	+ 18,5 "

### 2. Obere Temperaturgrenze.

Weizen, Roggen, Gerste, Hafer, Tabak, Kummel, Erbse, Saubohne . . . . .	zwischen	+	31 und 33° C.
Rotklee, Raps, Buchweizen . . . . .	"	+	37 " 44 "
Mais, Hanf, Kürbis, Gurke . . . . .	etwas höher als		44° C.

Auch an Wurzeln weiter erwachsener Pflanzen sind einige Bestimmungen der Temperaturgrenzen des Wachstums gemacht worden; hier ist die untere für Weizen und weiße Lupinen bei + 7,5°, für Erbsen bei + 6,8°, für Mais bei 9,6° C., die obere für verschiedene Pflanzen etwas höher als 38° C. gefunden worden. Pflanzen kalter Klimate, wie die noch in der Nähe des ewigen Schnees wachsenden Alpenpflanzen, scheinen erst in der Nähe von 0°, Pflanzen warmer Länder dagegen vielleicht schon zwischen + 10 und 15° C. ihre untere Wachstumsgrenze zu haben. Bei den Pilzen besteht eine ähnliche Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur; mehrfach ist hier Keimung und Wachstum noch nahe über 0° gefunden worden; die obere Temperaturgrenze liegt für *Geopilze* nahe bei + 38°, für *Aspergillus glaucus* bei 45°, für manche *Bacillen* sogar bei 47 bis 50° C.

Aber auch innerhalb der Temperaturgrenzen wird das Wachsen durch die Wärme in bemerkenswerter Weise beeinflusst. Wenn wir Pflanzen in verschiedenen aber konstant bleibenden Temperaturen keimen oder wachsen lassen, so sehen wir erstens, daß die Wachstumsgeschwindigkeit sich mit der Temperatur ändert, dergestalt, daß sie bei einem gewissen Wärmegrade am größten ist und von diesem aus gegen die beiden Temperaturgrenzen hin allmählich abnimmt. Es beträgt z. B. für Maiswurzeln in 24 Stunden die Wachstumsgeschwindigkeit:

bei 17,1° C. . . . .	1,3 mm
" 26,3 " . . . . .	24,5 "
" 33,3 " . . . . .	39,0 "
" 34 " . . . . .	55,0 "
" 38,3 " . . . . .	25,2 "
" 42,5 " . . . . .	5,9 "

Man hat den am meisten beschleunigenden Grad, wenigstens für die Keimung, weil diese dabei am schnellsten erfolgt, das Optimum der Keimungs-

temperatur genannt. Letzteres hat wiederum je nach Pflanzenarten verschiedene Lage; es liegt z. B. für

Rohn . . . . .	unterhalb	+ 16° C.
Gerste . . . . .	bei	+ 18 „
Roggen, Lein, Kimmel, Erbsen . . .	„	+ 23 „
Hafer . . . . .	„	+ 25 „
Weizen, Tabak, Saubohnen . . .	„	+ 27 „
Rotklee . . . . .	„	+ 31 „
Rais, Gurke . . . . .	„	+ 33 „
Hanf, Raps, Kürbis . . . . .	„	+ 36 „

Zweitens wird auch die Wachstumsgröße durch die Temperatur beeinflusst, und zwar erweisen sich dabei jene das Wachsen am meisten beschleunigenden Grade nicht als die günstigsten, weil dabei das Wachsen einen abnormen Charakter annimmt. Während z. B. bei konstanter Temperatur von + 10° C. das Getreide zwar langsam wächst, aber normal starke Wurzeln, kräftige dicke Halme, relativ kurze und breite Blätter bildet, werden bei Temperaturen, welche die größte Beschleunigung des Wachstums bedingen, die Wurzeln immer feiner, die Halme dünner und schwächer, die Blätter länger und schmaler; bei 30° C. sehen die Wurzeln schon wie fadenartige Fäden aus.

2. Licht. Die Beziehungen des Wachstumsprozesses zu Beleuchtungsverhältnissen lassen sich unter keinen allgemeinen Gesichtspunkt bringen, indem die verschiedenen Organe in ihrem Wachsen dadurch sehr ungleichartig beeinflusst werden. Fast völlig ohne Einfluß ist das Licht auf das Wachsen der Wurzeln sowie der Blüten, denn diese Teile bilden sich sowohl im Lichte wie in konstanter Dunkelheit in gleicher normaler Weise, sobald ihnen nur das für ihr Wachsen nötige Nahrungsmaterial aus Reservestoffbehältern oder von grünen am Lichte assimilierenden Blättern zugeführt wird. Anders verhalten sich die mit Chlorophyll ausgestatteten grünen Organe, also solche, die zur Ausübung ihrer Funktionen auf das Licht angewiesen sind. Diese zeigen im Dunkeln ein anderes Wachstum als im Lichte. Erstens wird hier wiederum die Wachstumsgeschwindigkeit beeinflusst, und zwar in dem Sinne, daß das Licht verzögernd, die Dunkelheit beschleunigend auf das Wachsen einwirkt. Bei den meisten Pflanzen macht der Wechsel von Licht und Dunkelheit seinen Einfluß schon nach wenigen Stunden bemerkbar. Daraus erklärt sich auch die Tagesperiode der Wachstumsgeschwindigkeit, indem viele Stengel und Blätter im allgemeinen am Tage eine Verlangsamung, bei Nacht eine Beschleunigung des Wachstums zeigen. Es hängt mit der allmählichen Summierung der gleichsinnigen Einflüsse und der Zeit, welche diese brauchen, um in der Pflanze ihre Wirkung hervorzubringen, zusammen, daß das tägliche Minimum meist erst gegen Abend, das nächtliche Maximum gegen oder erst am Morgen erreicht wird. An den Stengeln vieler Keimpflanzen, am Palm des Roggens, Stengel des Hanf läßt sich dies konstatieren. Es giebt aber auch Pflanzen, für welche die Dauer unserer Sommer-

nacht zu kurz zu sein scheint, um die nächtliche Beschleunigung zu veranlassen, denn z. B. Blätter und Schaft der Küchenzwiebel wachsen Tag und Nacht gleich schnell. Die Tagesperiode, wo sie einmal besteht, geht aber auch beim Verfehen der Pflanze in konstante Dunkelheit oder Beleuchtung meist noch mehrere Tage bis zum allmählichen Erlöschen fort, als eine nicht näher erklärte Nachwirkung des täglichen Lichtwechsels. Zweitens wird auch die Wachstumsgröße mit der Abnahme der Beleuchtung bei den grünen Stengeln und Blättern sehr auffallend verändert. Vollständige Dunkelheit übt hierbei den größten Einfluß aus und bewirkt die sogleich zu beschreibenden Veränderungen, die man zusammen mit dem hierbei eintretenden Unterbleiben der Chlorophyllbildung und mit der mangelhaften Ausbildung der zur Festigung dienenden mechanischen Gewebe als Vergeilen oder Etiolieren bezeichnet. Aber auch schon für Verminderung der Helligkeit ist die Pflanze empfindlich, indem sich dieselben Veränderungen um so mehr einstellen, je weniger hell der Standort der Pflanze ist, so daß man nach diesen Symptomen entscheiden kann, ob eine Pflanze im Schatten, im Zimmer oder in ähnlichen ungenügend beleuchteten Räumen oder ob sie an sonnigem Standort erwachsen ist. Die Stengel und Blattstiele werden im Dunkeln ungewöhnlich lang, aber verhältnismäßig dünn, diejenigen Blätter, welche vorwiegend in die Länge wachsen, wie die des Getreides, werden verhältnismäßig noch länger, wachsen aber nicht in die Fläche, bleiben also sehr schmal, und Blätter, die gleichmäßig in allen Richtungen in die Fläche zu wachsen pflegen, wie die der meisten Dicotylen, bleiben außerordentlich klein, werden wenig größer als im Knospenzustande und entfalten sich oft nur unvollständig. Von einem Mangel an Nährmaterial kann das Etiolieren nicht herrühren, weil auch aus Organen, die reich an solchem sind, wie aus keimenden Samen, Kartoffelnknollen zc., die Stengeltriebe sich im Dunkeln etioliert entwickeln. Auch die Blätter brauchen zu ihrem normalen Wachstum nicht das Stärkemehl, welches sie selbst erst im Lichte aus Kohlensäure bilden, denn sie erreichen ihre volle Größe im Lichte auch in kohlenstofffreier Luft. Es liegt also hier eine direkte Wirkung des Lichtes auf das Wachsen vor, die sich auch lokal an jedem verdunkelt bleibenden Teile einer im übrigen belichteten Pflanze einstellt. Eine Erklärung derselben haben wir nicht, wohl aber liegt darin eine vorteilhafte Anpassung der Pflanze, weil dadurch gerade diejenigen Teile, welche am Lichte sich befinden sollen, aus tiefer Verborgenheit sich hervorstrecken können und weil es eine nutzlose Vergebung wäre, etwas auf die Ausbildung eines im Dunkeln bleibenden, also funktionsunfähigen Blattes zu verwenden.

3. **Schwerkraft.** An manchen Pflanzenteilen zeigen sich, wenn sie nicht vertikal stehen, Ungleichheiten in der Wachstumsgröße zwischen den an der Ober- und Unterseite befindlichen sonst gleichwertigen Geweben oder seitlichen Organen. Bei vielen Nadel- und Laubbäumen sind an solchen Zweigen, wenn dieselben ringsum mit Blättern besetzt sind, die an der Unterseite stehenden Blätter die größten, die an den beiden Seiten befindlichen um so kleiner, je näher sie der zenith-

wärts gekehrten Kante stehen, und an der letzteren am kleinsten, was sich sowohl in der Länge der Blattstiele, als auch in der Größe der Blattfläche ausdrückt (z. B. bei Weißtanne, bei Korkastanie, Ahorn, Esche etc.). Auch die Zweige, die an solchen Ästen entspringen, zeigen eine gleichsinnige Abstufung ihrer Länge und Stärke je nach ihrem Ursprungsorte. Bei vielen Holzpflanzen wird auch der Dickenzuwachs des Holzkörpers nicht vertikaler Äste und Wurzeln ungleichseitig beeinflusst; z. B. beim Wachholder und bei der Kiefer, so daß die Jahresringe an der untersten Seite am breitesten sind und nach oben zu immer schmaler werden, das Mark also excentrisch der oberen Seite näher liegt, dagegen bei Linde, Buche, Ulme umgekehrt, so daß die Jahresringe an der oberen Seite am breitesten sind. Man hat die erstere Wachstumsweise als Hyponastie, die letztere als Epinastie bezeichnet. Daß diese Ungleichheiten des Wachstums durch die Wirkung der Schwerkraft hervorgebracht werden, wird dadurch bewiesen, daß dieselben an vertikal stehenden Organen nicht eintreten und daß sie beliebig herbeigeführt oder geändert werden können je nach der Stellung, in die man den betreffenden Pflanzenteil zum Horizonte bringt. Eine Erklärung dieser Beeinflussung aber haben wir bis jetzt nicht.

4. Chemische Beschaffenheit des Mediums. Hier ist zunächst die Abhängigkeit des Wachstums vom Sauerstoffgehalt zu erwähnen. In sauerstofffreien Medien kommt das Wachsen bald zum Stillstand, wie alle andern Lebenserscheinungen. Aber auch in reinem Sauerstoffgas geschieht dies und die Pflanzen gehen zu Grunde. Wenn aber das reine Sauerstoffgas so weit verdünnt wird, daß es unter demjenigen Drucke steht, welcher dem Partiärdruck dieses Gases in der atmosphärischen Luft entspricht, findet normales Wachstum statt. Darum wird auch sowohl mit vermindertem, wie mit vermehrtem Luftdruck der Atmosphäre das Wachsen verlangsamt, und es ist dabei nur der Partiärdruck des Sauerstoffes das wirksame. Wenn man jedoch von gewöhnlicher Luft ausgeht, so nimmt zunächst die Wachstumsintensität mit Verminderung der Partiärpressung des Sauerstoffes zu, erreicht z. B. bei *Vicia faba* bei 5—6 Volumprozenten Sauerstoff ein Optimum und sinkt erst bei weiterer Verdünnung auf den Nullpunkt. Ebenso scheint bei Steigerung der Partiärpressung zunächst eine Förderung der Wachstumsintensität einzutreten.

Die Art des Mediums, in welchem sich ein Pflanzenteil befindet, kann das Wachsen desselben ebenfalls beeinflussen. Bei Wasserpflanzen, deren Blätter schwimmend auf dem Wasserspiegel sich ausbreiten, wachsen die Blattstiele immer bis zu derjenigen Länge, welche erforderlich ist, um die Blätter aus dem Wasser hervor in jene Lage zu bringen; sie werden in seichten Gewässern nur kurz, je tiefer dasselbe ist, um so länger. Wenn Wurzeln von Sandpflanzen im Wasser sich entwickeln, so wachsen sie meistens mehr in die Länge und nehmen eine mehr fadenförmige Gestalt an.

In der Luft wachsende Stengel strecken sich mit zunehmender Luftfeuchtigkeit relativ mehr in die Länge.

Großen Einfluß hat der Wassergehalt des Bodens auf die Wachstumsgröße namentlich der oberirdischen Organe aller Landpflanzen. Wenn die Entwicklung der Pflanzen von anfang an unter nahezu konstanten Feuchtigkeitsverhältnissen des Bodens verläuft, so tritt dabei eine um so beträchtlichere proportionale Verkleinerung der einzelnen Teile ein, je trockner der Boden ist, eine Erscheinung, die als Verzweigung bekannt ist. In ihren äußersten Extremen zeigt sie sich auf ungewöhnlich trocknen Bodenstellen, wo Pflanzen, die sonst die Höhe von  $\frac{1}{2}$  bis 1 m erreichen, tatsächlich nur wenige Millimeter groß werden, obgleich sie sich in allen ihren Organen ausbilden; solche Zwerge stellen also wahre Miniaturformen dar. Die Verkleinerung spricht sich aus in einem Kürzer- und Dünnerbleiben des Stengels, in geringerer Blätterzahl, in kürzeren und schmäleren Blättern, in geringerer Anzahl der Blüten, auch in Verkleinerung der einzelnen Blütenteile, und in geringerer Anzahl von Samen, während die letzteren unter eine gewisse natürliche Größe nicht heruntergehen und auch keimfähig sind. Dagegen ist das Wurzelsystem der Zwerge relativ weniger reduziert als die oberirdischen Organe. Im Ganzen betrachtet, stellt sich daher diese Abhängigkeit des Wachstums als eine vorteilhafte Anpassung an gegebene Verhältnisse dar, indem die Pflanze das Ziel ihres Lebens, die Neubildung von Samen, auch unter den ungünstigsten Feuchtigkeitsverhältnissen dadurch zu erreichen sucht, daß sie durch mögliche Verkleinerung ihres Körpers ihre Ansprüche an Wasser aufs äußerste vermindert. Daß allein die Abnahme der Bodenfeuchtigkeit diese Wirkung hervorbringt, und letztere sogar in allen Abstufungen mit jener Schritt hält, geht aus folgenden Bestimmungen hervor. Blätter der Gerste wurden in einem und demselben Boden bei einem

Wassergehalt von	60 pSt.	der wasserhaltenden Kraft	182,2	mm lang,	9,4	mm breit,
"	"	40	"	"	166,27	"
"	"	20	"	"	138,7	"
"	"	10	"	"	93,7	"

Wir erkennen hierin einen wichtigen Einfluß, den die Bodenfeuchtigkeit auf das Wachsen und die Produktion der Pflanze ausübt; die Länge oder Kürze des Strohes, die Größe der Blätter u. hängen mit diesem Faktor zusammen.

Auch die Abnahme der Nährstoffe unter eine gewisse Grenze bewirkt Verzweigung, wie man an Pflanzen in Wasserkulturen beobachtet, wenn zu letzteren Lösungen von Nährstoffen in äußerst geringer Konzentration verwendet werden. Im allgemeinen wachsen Pflanzen, die mit ihren Wurzeln in Nährstofflösungen stehen, am besten, wenn die letzteren eine Konzentration von 0,05 bis 0,2 pSt. haben; je mehr die Konzentration sinkt, desto mehr verzweigt die Pflanze. Aber umgekehrt bewirken auch höhere Konzentrationen, etwa bei Zunahme von 0,5 bis 2,0 pSt. wieder eine Verlangsamung des Wachstums, namentlich der Wurzeln. Doch wachsen Pflanzenzellen, die andere Verhältnisse gewöhnt sind, z. B. Schimmelpilze, wie *Aspergillus*, noch in einer Zuckerpflösung von 37,2 und Pollenschläuche in einer solchen von 40 pSt.



5) Mechanischer Druck von außen kann das Dickenwachstum der Stämme und Wurzeln beeinflussen, indem die Thätigkeit der Cambiumschicht hinsichtlich der Zahl und Weite der von ihr gebildeten Holz- und Rindenelemente bei steigendem Drucke geschwächt wird. Jedoch wird dieser Einfluß erst bei Druck von mehreren Atmosphären merkbar, und keinesfalls ist die Jahresringbildung, die auf der Entstehung eigentümlich geformter Herbst- und Frühlingsholzzellen beruht, durch Veränderung des Rindeendrucks zu erklären.

### VIII. Die Bewegungen der Pflanzen.

Bei allen festgewurzelten Pflanzen kann natürlich von einer Ortsbewegung nicht die Rede sein, sondern nur von Veränderungen der Richtung der Pflanzenteile. Solche kommen an der lebenden Pflanze thatsächlich in großer Mannichfaltigkeit vor. In vielen Fällen sind uns Ursache und Mechanismus dieser Bewegungen bekannt. Aber meistens haben wir noch keine befriedigende Erklärung, warum in den einzelnen Fällen die die Bewegung verursachende äußere Krafteinwirkung gerade diese und keine andere Bewegungsform veranlaßt. Die Schwierigkeit der Erklärung ist um so größer, als oft eine und dieselbe bewegungerregende Ursache an verschiedenen Pflanzenteilen gerade entgegengesetzte Bewegungsformen hervorbringt. Wohl aber zeigt sich vom Zweckmäßigkeitsstandpunkte aus überall ein leichtes Verständnis dieser Bewegungen, da dieselben fast alle für die Lebensbedürfnisse der betreffenden Organe eine handgreifliche Bedeutung haben.

Die Bewegungsarten, welche an Pflanzenteilen vorkommen, sind im Grunde nur folgende zwei: 1) Krümmung. Sie muß eintreten, wenn die eine Seite des Pflanzenteiles sich stärker verlängert als die ihr gegenüberliegende, oder sich verkürzt. 2) Drehung oder Torsion, wobei der Teil sich um seine centrale Ase dreht. Sie muß erfolgen, wenn die peripherischen Partien sich stärker in die Länge strecken als der centrale Teil, oder wenn der letztere sich gegen jene verkürzt.

Der Mechanismus der pflanzlichen Bewegungen beruht immer auf einer der dimensionsändernden Kräfte der Pflanze, die oben besprochen worden sind. Die zu den Bewegungen führenden ungleichen Dimensionsänderungen kommen also zu stande entweder durch Wachstum (Wachstumsbewegungen), oder durch Gewebespannungen (S. 27). Im letzteren Falle kann es entweder der Turgor der Gewebe (Turgescenzbewegungen) oder die Quellung gewisser Gewebe sein (hygroscopische Bewegungen), wodurch die Spannungsverhältnisse geändert werden.

Hinsichtlich der Veranlassung haben wir zu unterscheiden zwischen solchen Bewegungen, welche nicht durch äußere Einwirkungen hervorgerufen werden, sondern aus in der Pflanze selbst liegenden Ursachen eintreten, und solchen, welche immer nur durch bestimmte äußere Kräfte erregt werden, indem z. B. Erschütterung, Berührung durch einen fremden Körper, die Schwerkraft, das Licht, die Temperatur, die Feuchtigkeit oder chemische Einflüsse als bewegungs-

erregende Reize wirken. Die erste Klasse von Bewegungen nennt man autonome oder spontane Bewegungen, die zweite induzierte, paratonische oder Reizbewegungen. Wir haben bis jetzt keine Erklärung dafür, in welcher Weise die so verschiedenen induzierenden fremden Kräfte auf die den Mechanismus der Bewegungen bedingenden pflanzlichen Kräfte einwirken. Mit der aufgestellten Ansicht, daß die verschieden induzierten Bewegungen nur Modifikationen autonomer Bewegungen, nämlich der Nutation (s. unten) seien, ist nichts zur Erklärung gewonnen, abgesehen davon, daß manche paratonisch beweglichen Pflanzenteile überhaupt keine Nutationen ausführen.

Die beweglichen Pflanzenteile können in einen Starrezustand gerathen, aus welchem sie aber wieder in den beweglichen Zustand zurückkehren können, wenn die Umstände, welche den Starrezustand bedingen, verschwinden. Selbstverständlich können Wachstums- und Turgescenzbewegungen nur unter den oben erörterten Bedingungen des Wachstums und der Turgescenz stattfinden, sie werden also bei gewissen Temperaturen und bei hochgradigem Wassermangel unterbleiben. Auch chemische Verhältnisse, welche die Lebenserscheinungen überhaupt stören und bei längerer Dauer tödlich werden, bringen, namentlich bei den auf Stoßreize beweglichen Pflanzenteilen Starre hervor, so namentlich Sauerstoffmangel oder sehr verminderte Sauerstofftension, sowie Anästhetika, wie Dämpfe von Chloroform, Aether zc. Auch werden wir bei den reizbaren und den periodisch beweglichen Pflanzenteilen das Licht und gewisse Temperaturgrenzen als Bedingung des beweglichen Zustandes erkennen.

Wir unterscheiden vornehmlich nach ihren verschiedenen Veranlassungen folgende Bewegungen.

### 1. Die Nutationen.

Es handelt sich hier durchgängig um autonome Bewegungen, nämlich um gewisse Krümmungen, welche junge im Wachsen begriffene Pflanzenteile regelmäßig in dieser Periode vorübergehend ausführen. Während der Zeit des stärksten Wachstums vieler Stengel- und Blattorgane erfolgt dieses ein wenig rascher auf der einen als auf der entgegengesetzten Seite, so daß dadurch eine Krümmung entstehen muß, die wenn das Wachstum zu Ende geht, sich wieder ausgleicht. Diese Krümmungen nennt man Nutationen. Wir finden sie erstens an den meisten jungen Blättern. Diese sind im jüngsten Zustande nach einwärts gekrümmt, oder sogar, wie die Farnwedel, einwärts gerollt, wodurch sie eben die geschlossene Knospe bilden; dann aber krümmen sie sich nach außen oder gehen in gerade Richtung über. Auch bei den Staubblättern mancher Blüten kommen solche Hin- und Herbewegungen vor, welche gegen den Mittelpunkt der Blüte orientiert und bei der Übertragung des Pollens durch Insekten auf die Narbe von Bedeutung sind, indem z. B. bei *Geranium*, *Parnassia*, *Saxifraga* die Staubgefäße beim Ausblühen vom Pistill weg sich nach außen krümmen, dann wieder demselben sich nähern, um nach Entleerung des Pollens wieder in

die ausgebreitete Stellung zurückzuführen. Am auffallendsten sind die Rotationen bei vielen rasch aufwachsenden Stengeln in dem wachsenden Endstücke derselben. Diese sind oft in weitem Bogen zur Seite oder halbkreisförmig und darüber nach unten gekrümmt, richten sich aber mit dem Aufhören des Wachstums auf und stehen dann wieder völlig gerade. Wir sehen dies z. B. an den Zwiebelschäften, am Flachstengel, besonders aber an den Stengeln der Schlingpflanzen, wie Hopfen, Laufbohnen, Winden z., wo diese Rotationen bei der windenden Bewegung eine wichtige Rolle spielen, wie wir unten sehen werden. Beobachtet man die Spitze eines rotierenden Stengels, so bemerkt man, daß die Krümmung stetig ihre Richtung ändert. Entweder wendet sich die Stengelspitze abwechselnd aus der einen Richtung in die entgegengesetzte hin und her, was man als pendelartige Rotation bezeichnet, oder aber die zur Seite gekrümmte Stengelspitze beschreibt eine elliptische oder kreisförmige Linie, sie dreht sich wie der Zeiger der Uhr fortwährend im Kreise, und man nennt dies rotierende oder revolute Rotation oder Circumnutation. Die letztere, die am ausgeprägtesten an den Stengeln der Schlingpflanzen vorkommt, zeigt die Eigentümlichkeit, daß sie je nach Arten konstant links- (Bohnen, Winden) oder rechts- (Hopfen) erfolgt. Beide Arten von Rotationen erklären sich zunächst einfach aus dem Umstande, daß das jeweils schnellste Wachstum entweder immer nur zwischen zwei entgegengesetzten Seiten des Stengels hin und herschwankt oder successiv und in bestimmter Richtung fortschreitend an allen einzelnen Seiten des Stengels ein oder mehrere Male eintritt. Doch ist die nähere Erklärung für diesen rhythmischen Wechsel der Wachstumsgeschwindigkeit noch nicht gegeben. Beim Wachsen im Dunkeln stellen sich die Stengelnrotationen meist noch stärker ein.

Auch Torsionen kommen als autonome Bewegungen beim Wachsen vor, z. B. an den langen schmalen Blättern vieler Monokotylen, an den Stengeln der Schlingpflanzen, an manchen Blumenblättern z. Sie pflegen an den betreffenden Organen oft als dauernde Zustände bestehen zu bleiben.

## 2. Das Winden der Schlingpflanzen.

Als Schlingpflanzen bezeichnen wir Gewächse, wie den Hopfen, die Laufbohnen, die Winden, deren Stengel ihre aufrechte Stellung dadurch gewinnen, daß sie um eine aufrechte Stütze in spiraliger Richtung emporklimmen, wobei sie sich derselben so fest anlegen, daß sie durch Reibung daran festgehalten werden und auf diese Weise zu bedeutenden Höhen emporklettern können. Die außerordentliche Längenentwicklung, die der Schlingstengel daher zu erreichen pflegt, macht eine Vergrößerung der Pflanze durch Zweigbildung entbehrlich. Der Schlingstengel pflegt daher ganz oder fast ganz ohne Zweige zu sein, hat aber immer sehr lange Internodien. Um ohne Stütze sich halten zu können, würde er viel zu lang, dünn und wenig gefestigt sein. Wohl aber zeigt seine

Oberfläche durch Bildung von Kanten oder durch Haarbildungen eine gewisse Rauhgigkeit, welche die Reibung an der Stütze erhöht.

Schon der Umstand, daß durch diese Bewegung die aufrechte Stellung des Stengels erzielt wird, und daß nur Stützen, welche senkrecht oder schief aufrecht stehen, niemals solche von horizontaler Stellung, noch weniger in abwärts gehender Richtung umwunden werden, daß also die windende Spirale stets nach oben gerichtet ist, beweist, daß der eine Faktor, der die windende Bewegung zustande bringt, der Geotropismus (S. 56) ist, also die Gravitation, die die wachsenden Stengel nach oben sich zu krümmen zwingt. Der zweite Faktor, welcher nicht nur erklärt, wie der anfänglich noch nicht windende Stengel eine Stütze sucht und findet, sondern auch wie die spiraligen Umschlingungen entstehen, ist die Circumnutation (S. 48), welche die wachsenden Enden aller Schlingstengel in ausgeprägter Form zeigen und die man besonders deutlich wahrnimmt, solange der junge Stengel noch keine Stütze ergriffen hat oder wenn der Schlingstengel über das Ende der Stütze hinausgewachsen ist. Dieselben erfolgen nicht selten so rasch, daß innerhalb einer Stunde oder weniger als einer Stunde ein ganzer Umlauf zurückgelegt wird. Je weiter das nutierende Stengelenke dabei zur Seite gebogen ist, in einem desto weiteren Umkreise kann der Stengel nach einer Stütze suchen, an welche er, sobald er sie getroffen, anstößt, worauf infolge der in gleicher Richtung fortgehenden Nutation der Stengel notwendig eine Schraubenlinie an der Stütze hinauf beschreiben muß. Darum stimmt bei jeder Schlingpflanze, deren Nutation in konstanter Richtung erfolgt, auch die Winderichtung mit jener immer überein; so sind die Hopfenstengel stets rechts, die der Winden, Bohnen zc. ausnahmslos links um die Stütze gewunden.

Den festen Halt an seiner Stütze gewinnt der Schlingstengel besonders durch den Umstand, daß er selbst einen Druck auf dieselbe ausübt, von dem man sich dadurch überzeugen kann, daß wenn man die Stütze aus den Windungen herauszieht, diese enger werden. Das kommt dadurch zu stande, daß die Windungen, welche an der Spitze des Stengels zunächst sehr niedrig, fast horizontal sind, an den älteren Teilen infolge der noch fortbauernnden geotropischen Aufwärtskrümmung des Stengels viel steiler werden, wodurch also die obersten noch lockeren Windungen passiv hinaufgeschoben, die älteren aber straffer an die Stütze angebrückt werden.

Ob auch eine Art Reizbarkeit, nämlich ein durch den Druck auf der berührten Seite bedingtes geringeres Längenwachstum derselben gegenüber der freien Außenseite, bei der Windenbewegung mit eine Rolle spielt, ist unentschieden.

An den windenden Stengeln ist auch eine Torsion zu beobachten; erstens selbstverständlich diejenige, welche aus mechanischen Gründen mit der spiraligen Umwindung verbunden ist; zweitens oft eine wirklich aktive Drehung, welche der windende Stengel um seine eigene Achse beschreibt. Dieselbe hat mit dem Winden selbst nichts zu thun. Wenn sie bis in die freien nutierenden Teile

des Stengels hinaufreicht, so kann sie, je nachdem sie der Mutation gleichsinnig oder entgegengesetzt ist, das Anlegen an die Stütze beschleunigen oder verlangsamen.

Bisweilen kommen an Schlingstengeln, wenn sie längere Zeit keine Stütze finden und deshalb ein schwächeres Wachstum zeigen, freie pflanzliche Windungen in der Nähe der Spitze zu stande. Auch sie haben mit dem Winden nichts zu thun.

### 3. Die periodischen Bewegungen oder Schlafbewegungen.

Bei vielen Pflanzen nehmen die grünen Blätter oder gewisse Teile der Blüten nach Sonnenuntergang eine andere Stellung an, verharrten während der Nacht in dieser und kehren erst mit Anbruch des Tages wieder in die alte Stellung zurück. Man hat die Erscheinung daher auch den Pflanzenschlaf genannt. Es handelt sich hier um den periodischen Wechsel von Bewegungen, infolge deren die Pflanzenteile bei Tag und bei Nacht andere Richtungen bekommen, die man als Tag- und Nachtstellung unterscheidet.

Von grünen Blättern gehören hierher vorzüglich die sogenannten zusammengesetzten, wo an einem gemeinsamen Blattstiele zwei, drei oder eine größere Anzahl von Blättchen befestigt sind. Bei Tage sind die letzteren dem Lichte so dargeboten, daß sie möglichst rechtwinklig von den Sonnenstrahlen getroffen werden, bei Nacht befinden sie sich in einer mehr der Senkrechten genäherten zusammengelegten Stellung. Beim Klee und verwandten Pflanzen schlagen sich die Blättchen zur Nachtzeit nach oben zusammen; bei der Mimose legen sie sich gegen die Blattspitze hin mit der Oberseite aufeinander; Sauerflee, Robinie, Lupine, Phaseolus und andere krümmen ihre Blättchen nach abwärts. Auch viele einfache Blätter und selbst die Cotyledonen mancher Pflanzen erreichen durch eine gewisse Aufwärtskrümmung ihres Blattstieles nachts eine der Vertikalen genäherte Stellung.

Bei den Blüten besteht die Erscheinung darin, daß sie im allgemeinen am Tage geöffnet, bei Nacht geschlossen sind. Dabei sind es also die Blätter oder Zipfel der Blumenkrone oder des Perigons, bei den Kompositen aber die Blumenkronröhren der Strahlblüten, welche sich abwechselnd nach außen und innen krümmen. Hier fällt aber die Bewegung nicht immer mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammen, sondern oft in andere Tageszeiten, die jedoch für die einzelnen Pflanzen eine gewisse Konstanz zeigen, so daß Linné eine Blumenuhr darauf gründete. So sind die Blüten geöffnet z. B. bei *Hemerocallis fulva* von früh 5 bis abends 7 oder 8 Uhr, bei *Nymphaea alba* von früh 7 bis nachmittags 5 Uhr, bei *Calendula* von früh 9 Uhr bis nachmittags 3 Uhr, beim Flachs nur von früh 5 Uhr bis mittags, *Lactuca sativa* blüht früh 7 Uhr auf und schließt sich schon früh 10 Uhr wieder, der *Cactus grandiflorus* blüht sogar nur von abends bis Mitternacht. Manche solche Pflanzen öffnen aber ihre Blüten gar nicht, wenn das Wetter trübe oder kühl ist.

Die Schlafbewegungen sind nicht ohne Nutzen für die Pflanze. Die grünen Blättchen werden in der vertikalen Stellung vor starker Abkühlung durch Ausstrahlung in den kühleren Nächten besser geschützt, während ihre ausgebreitete Tagesstellung für die unter dem Einflusse des Lichtes stattfindende Assimilations-thätigkeit notwendig ist. Der Schluß der Blüten bei Nacht oder bei schlechtem Wetter schützt die Sexualorgane vor der schädlichen Benetzung mit Regen, Tau etc.,

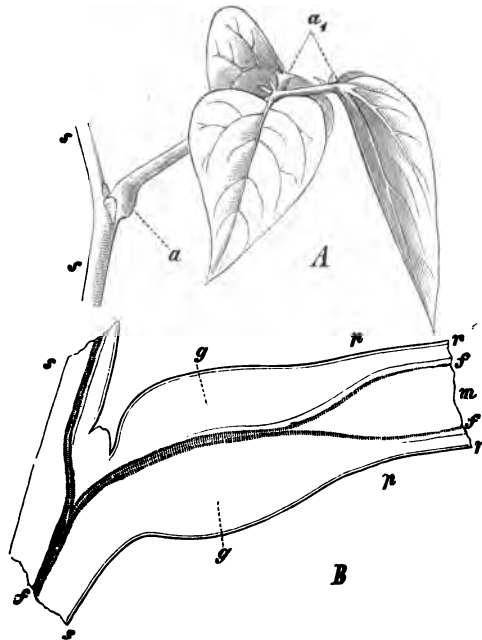


Fig. 17.

A. Blatt von *Phaseolus vulgaris* mit den beweglichen Gelenken bei *a* am Grunde des Blattstieles und bei *a<sub>1</sub>* am Grunde der Blättchen. Bei B ist das Hauptgelenk am Grunde des Blattstieles im Längsschnitt dargestellt. Die Gefäßbündel *f*, welche aus dem Stengel *ss* in das Blatt eintreten, ordnen sich im Gelenk *g* so, daß sie die Ase desselben einnehmen und der ganze übrige Teil aus turgescentem Parenchym besteht, treten aber beim Uebergang in den Blattstiel *pp* wieder auseinander, so daß das Parenchym in Mark *m* und Rinde *rr* geschieden wird.

während die Zeit des Geöffnetseins meistens den Stunden angepaßt ist, in welchen diejenigen Insekten, welche durch ihren Blütenbesuch die Bestäubung der betreffenden Blüten besorgen, zu schwärmen pflegen.

Die Schlafbewegungen geben sich deutlich als paratonische Bewegungen zu erkennen, welche ausnahmslos durch den Wechsel der Beleuchtung hervorge-

rufen werden. Dieser ist auch bei den grünen Blättern und den allermeisten Blüten der einzige dabei beteiligte Faktor. Denn man kann zu beliebiger Tageszeit die Schlafbewegungen hervorrufen, wenn man die Pflanze verbunkelt, und kann Schlafen und Wachen sogar umkehren, wenn man die Pflanze am Tage dunkel hält und bei Nacht beleuchtet. Die gleichzeitige Empfindlichkeit mancher Blüten gegen Witterungsverhältnisse erklärt sich daraus, daß bei ihnen noch ein zweiter Faktor die Bewegungen beeinflusst, nämlich die Temperatur. Dies ist am stärksten der Fall bei *Crocus* und *Tulipa*; hier bringt nämlich Erwärmung, und zwar selbst im Dunkeln, Öffnen, dagegen Abkühlung, selbst im Lichte, Schließen der Blüten zustande. Aber bei einer konstanten günstigen Temperatur reagieren auch diese Blüten auf Beleuchtungswechsel in gewöhnlicher Weise. Also summieren sich hier die Wirkungen der Dunkelheit und der nächtlichen Kühle sowie diejenigen des Lichtes und der höheren Tagestemperatur. Bei anderen Blüten scheint die Wirkung der Temperaturschwankungen gegenüber derjenigen der Beleuchtung viel schwächer zu sein.

Was die Mechanik dieser Bewegungen betrifft, so besitzen alle zusammengefügten grünen Blätter besondere Bewegungsorgane, die sogenannten Gelenke, die wir als kurz walzenförmige, saftreiche, dunkler grüngefärbte Stellen am Grunde eines jeden Blättchens, sowie am Grunde des Hauptblattstieles, wenn dieser ebenfalls beweglich ist, wie bei der Bohne, Mimose etc., finden (Fig. 17). Diese Gelenke vermitteln hier allein die auf- und niedergehende Bewegung; sie erweisen sich in der That sehr biegsam, während der übrige Teil des Blattstieles steif ist. Dies wird durch den eigentümlichen Bau des Gelenkes erzielt. Während nämlich in dem übrigen Teile des Blattstieles die nicht dehnbaren Gefäßbündelstränge ungefähr in einem Kreise angeordnet sind, und also das saftige Markparenchym umgeben, treten in den Gelenken diese Stränge vielmehr in die sogenannte neutrale Ase des Gelenkes, wo sie ihre Länge nicht zu ändern brauchen, wenn das letztere durch abwechselnde Verlängerung seiner oberen oder seiner unteren Seite sich ab- und aufwärts krümmt. Das ganze Gelenk besteht rings um den axilen Strang aus einem äußerst turgeszenzfähigen saftigen Parenchym, indem hier umgekehrt die Rinde auf Kosten des Markes stark entwickelt ist (Fig. 17). Die Bewegung besteht darin, daß abwechselnd die obere und die untere Gelenkseite eine relativ stärkere Ausdehnung erreichen, und daß damit immer eine entsprechende Verkürzung der anderen Seite Hand in Hand geht. Dies kommt durch eine Veränderung der Turgeszenz, also des Wassergehaltes, in beiden Gelenkseiten zustande, die hervorgerufen wird durch den Beleuchtungswechsel. Und zwar wird durch die Verbunkelung der Turgor im ganzen Gelenk, also gleichzeitig in beiden Gelenkseiten erhöht, jedoch schneller in derjenigen Seite, welche in der Nachtstellung konvex wird, so daß diese durch ihre stärkere Ausdehnung die andere Seite passiv zusammendrückt und so den Ausschlag bei der Bewegung giebt. Mit Wiederbeleuchtung nimmt der Wassergehalt des Gelenkes, also das Expansionsstreben desselben wieder ab, und zwar schneller in der vorher im

Turgor begünstigten Seite, so daß nun die vorher konvexe zur konvexen werden und die Bewegung ins Gegentheil umschlagen muß. Wie durch die bloße Einwirkung der Dunkelheit die Zellen des Gelenkpolsters in einen höheren Turgor versetzt werden können mit einer in beiden Gelenkseiten ungleichen Geschwindigkeit, darüber fehlt es noch an jeder begründeten Erklärung. Man weiß, daß der Beleuchtungseinfluß eine Nachwirkung hinterläßt, indem die Blätter, wenn die Pflanzen tagelang in einen dunkeln Raum gesetzt oder aber konstant künstlich beleuchtet werden, ihre periodischen Bewegungen noch einige Tage fortsetzen, mit allmählicher Verminderung der Bewegungsgröße und oft mit unregelmäßiger werdender Bewegungsbauer. Endlich tritt dabei dauernde Ruhelage ein, ungefähr der Tagesstellung entsprechend. Gesah dies bei konstanter Beleuchtung, so sind die Blätter auch dann noch sofortiger Bewegung fähig, wenn sie ins Dunkle kommen. Aber die in konstanter Dunkelheit bis zum Aufhören der Nachwirkung verweilenden Pflanzen sind dunkelstarr geworden, d. h. für plötzliches Licht nicht mehr empfindlich. Jedoch können sie durch dauernde Beleuchtung wieder in den bewegungsfähigen Zustand zurückkehren; der letztere, weil also durch Lichteinfluß bedingt, ist als Phototonus bezeichnet worden. Die Schlaf- und Wachbewegungen kombinieren sich also aus dem unmittelbaren Effekte der täglichen Lichtschwankungen und aus den Nachwirkungen; auch daraus wird verständlich, warum die Bewegungen nicht immer genau zusammenfallen mit dem Wechsel von Tag und Nacht. Die zusammengesetzten Blätter machen auch noch andere Bewegungen, welche nichts mit den Schlafbewegungen zu thun haben. Erstens gewisse, ebenfalls auf- und niederschwingende Rotationen (S. 47), die aber wegen der stärkeren Schlafbewegung meist nicht hervortreten; zweitens heliotropische Bewegungen (S. 60), indem sich die Blättchen mit den Oberseiten dem hellsten Teile des Himmels zuehren und daher oft mit dem wechselnden Stande der Sonne sich bewegen, wie an den Lupinen zu sehen ist; drittens die sich schließende Bewegung, welche die Blättchen bei sehr starker Besonnung um die Mittagsstunde oft annehmen, wodurch die grelle Beleuchtung der Blattflächen gemildert wird, wie man ebenfalls an der Lupine beobachten kann, die dann ihre Blättchen aufwärts zusammenlegt.

Bei den einfachen grünen Blättern und bei den Blumenblättern ist der Mechanismus der Schlafbewegung insofern ein anderer, als nicht der Turgor, sondern das Wachsen die Bewegungen bedingt. Die Aus- und Einwärtskrümmungen werden hier dadurch bewirkt, daß bald die eine, bald die andere Seite der Blattstiele und Blattrippen, beziehentlich der unteren Teile der Blumenblätter stärker wächst. Darum sind diese Teile auch nur solange der Schlafbewegungen fähig, als sie noch im Wachstum begriffen sind.

#### 4. Die Reizbewegungen.

Manche Pflanzenteile bewegen sich in ganz bestimmter Weise, sobald sie von einem fremden Körper berührt oder erschüttert werden. Stoß oder Be-



rührung wirken also hier wie ein Reiz, der die Pflanze zur Bewegung veranlaßt. Wo die Bewegung momentan infolge eines Stoßes eintritt, reden wir von Stoßreizen, wo sie erst durch eine einige Zeit andauernde Berührung oder Reibung an einem fremden Körper veranlaßt wird, von Kontaktreizen.

Beispiele von Stoßreizen bieten uns besonders einige durch Gelenke bewegliche Blätter, die wir schon bei den Schlafbewegungen kennen gelernt haben. Vor allen gehört hierher die aus den Tropenländern stammende *Mimosa pudica*. Jedesmal, wenn die Pflanze am Tage, wo ihre Blätter ausgebreitet sind, leicht erschüttert wird, gehen die Blätter schnell in die der Schlafstellung entsprechende Lage über, indem die Blättchen nach vorn und oben sich zusammenlegen, während gleichzeitig die sekundären Blattstiele sich nach vorn einander nähern und der Hauptblattstiel sich abwärts krümmt. Die Bewegung aller dieser Teile wird durch Gelenke, die sich an der Basis derselben befinden, vermittelt. Schwächer, d. h. erst auf stärkere Erschütterungen reizbar sind die Blättchen der *Robinia* und der *Oxalis*, welche dabei ebenfalls die Nachtstellung annehmen. Die Blätter der Fliegenfalle (*Dionaea muscipula*) sind in der Weise reizbar, daß ihre runde, zweilappige, am Rande stachelig gewimperte Blattfläche, wenn sie auf der Oberseite z. B. durch eine sich aufsetzende Fliege gereizt wird, ihre beiden Blathälften mit Blitzesschnelle zusammenlegt, so daß die Randstacheln in einander greifen und die gefangene Fliege so lange eingeschlossen bleibt, bis der Reiz aufhört, d. h. das Insekt tot ist. Alle diese Pflanzenteile kehren, wenn der Reiz aufhört, nach und nach wieder in die anfängliche Stellung zurück und sind dann von neuem reizbar. Während bei der Fliegenfalle der Vorteil der Reizbewegung wegen des Insektenfanges klar in die Augen springt, ist ein solcher bei den anderen Pflanzen minder erkennbar, doch dürfte hier die zusammengezogene Stellung einen Schutz vor Verletzungen bei starkem Regen oder Hagel gewähren.

Es giebt auch reizbare Staubfäden. Bei *Berberis* und *Mahonia* sind dieselben nach außen gerichtet, schlagen sich aber bei Berührung der reizbaren Basis der Innenseite rasch nach innen. Bei *Centaurea* und verwandten Gattungen der *Cynareen* sind die 5 Staubfäden, welche an ihrem oberen Ende die Antherenröhre tragen, nach außen konver gekrümmt; infolge von Berührung verkürzen sie sich und strecken sich gerade, wodurch die Antherenröhre jedesmal abwärts gezogen und so ein Teil des Pollens an der Spitze hinausgeschoben wird, weil innerhalb der Antherenröhre der Griffel steht. Reizbare Narben besitzen *Mimulus* und andere *Strophularineen* zc., wo infolge einer Berührung die spreizenden Narben sich zusammenschlagen. Die Reizbewegungen dieser Blütenteile haben für die Übertragung des Pollens auf die Narben anderer Blüten durch Insekten eine Bedeutung.

Ueber die Ursache dieser Bewegungen weiß man, daß sie auf Veränderungen des Turgors der Zellen der beweglichen Organe beruhen. Aber sie kommen nicht wie die analogen Schlafbewegungen durch Steigerung des Turgors zu

stande, sondern umgekehrt durch Erschlaffung derjenigen Hälfte des Organes, welche bei der Bewegung sich verkürzt. Dieses Sinken des Turgors wird bedingt durch ein plötzliches Austreten von Wasser aus der reizbaren Gelenkhälfte, welches durch die Intercellulargänge, bisweilen auch durch die Gefäßbündel nach den benachbarten Theilen fortgeleitet wird und welches sogar in Form eines hervortretenden Wassertropfchens gesehen werden kann, wenn man in den Blattstiel einschneidet oder einsticht. Die Rückkehr in die nicht gereizte Stellung beruht dann darauf, daß das Wasser allmählich wieder in das erschlaffte Gewebe aufgenommen und so der frühere Turgor wieder hergestellt wird. Die unter Wasserverlust eintretende Verkürzung der Zellen rührt nun nachweislich nicht her von einer Steigerung der elastischen Kraft der Zellhaut, sie muß also durch eine Verminderung des Druckes, den der Zellinhalt auf die Haut ausübt, bedingt sein. Wie diese nun aber zu stande kommt, ist nicht erforscht; am nächsten liegt die Annahme, daß das Protoplasma plötzlich filtrationsfähig wird und einen Theil des Wassers ausfiltrieren läßt, so daß die vorher durch den Turgor gedehnte elastische Zellmembran sich kontrahiert.

Die Reizbarkeit erhält sich nur innerhalb gewisser Grenzen äußerer Einflüsse. Die Mimose verliert in konstanter Dunkelheit die Reizbewegungen ebenso wie ihre periodischen Bewegungen; sie ist dann dunkelstarr. Wird sie mehrere Stunden lang einer Temperatur von unter  $15^{\circ}\text{C}$ . ausgesetzt, so tritt der gleiche Zustand ein; desgleichen auch wenn sie in Temperaturen über  $40^{\circ}\text{C}$ . sich befindet; diese Kälte- beziehentlich Wärmestarre verschwindet wieder, wenn günstige Temperaturen eintreten. Auch Wassermangel und namentlich gewisse chemische Einflüsse, wie Dämpfe von Äther oder Chloroform, sowie Sauerstoffmangel (im Vacuum der Luftpumpe) heben die Reizbarkeit vorübergehend auf.

Kontaktreize liegen namentlich den Bewegungen der Ranken zu Grunde. Diese fadenförmigen Organe, meist metamorphosirte Blatttheile, wie bei den Leguminosen, oder umgewandelte Stengelgebilde, wie beim Weinstock, dienen den Pflanzen bekanntlich zum Anklammern, indem sie die Eigenschaft haben, sich um fremde Körper fest herumzuwinden. Diese Bewegungen kommen nicht wie die der windenden Stengel durch Mutationen zu stande, sondern immer erst durch den Kontakt mit einem fremden festen Körper, worauf an der berührten Stelle eine Konkavkrümmung der Ranke eintritt. Indem dadurch benachbarte Stellen der Ranke an die Stütze angebrückt werden, pflanzen sich der Reiz und die Bewegung fort, so daß die Ranke endlich oft in vielen Windungen ihre Stütze umfaßt. Bei den meisten Ranken ist nur eine Seite, nämlich die untere konkave reizbar. Nicht selten ist schon eine Dauer der Berührung von wenigen Minuten, selbst von Bruchtheilen von Minuten hinreichend, um eine Ranke zu reizen. Es vermögen aber nur Körper mit rauen Oberflächen, welche also einen diskontinuierlichen Druck ausüben, zu reizen; Wasser, Quecksilber, Gelatine also nicht, wohl aber z. B. ein Stück Holz. Auch bedarf es dazu einer Reibung; ein genau statischer Druck bringt keine Reizung

hervor. Die Bewegung selbst beruht auf einer Verlangsamung des Wachstums an der berührten Stelle gegenüber dem der entgegengesetzten Seite. Auch nach der Umschlingung geht das Längenwachstum der Ranke und mit ihm das gleichsinnige Bestreben, engere Windungen zu bilden, fort, so daß die umschlungenen Körper gedrückt werden. Eine weitere Folge des stattgefundenen Reizes ist auch eine gewisse Erstarrung, welche die Ranke annimmt, und eine korbzieherartige Einrollung des unteren frei gebliebenen Teiles derselben, wodurch die Pflanze näher an die Stütze herangezogen wird. Ranken dagegen, die nicht gefaßt haben, entwickeln sich nicht weiter, sterben zeitig ab, oder rollen sich endlich ganz spiralförmig zusammen. Bei *Clematis*, *Tropaeolum* u. sind die Blattstiele wie Ranken reizbar und vertreten deren Stelle. Die Windungen, die der *Cuscuta*-Stengel um seine Nährpflanzen beschreibt, beruhen wahrscheinlich auch auf Kontaktreiz.

Eine besondere Art von Kontaktreizen sind die chemischen Reize, indem hier eine bestimmte chemische Qualität des berührenden Körpers dazu gehört, um die Bewegung zu veranlassen. Solches zeigen gewisse insektenfressende Pflanzen, besonders *Drosera* und *Pinguicula*, deren Blätter drüsentragende Haare besitzen, welche, wenn Insekten mit ihnen in Berührung gekommen sind, nach kurzer Zeit gegen den berührenden Körper hin sich zusammenkrümmen und so denselben gefangen halten. Auch hier ist eine geringe Reibung zur Erzeugung des Reizes erforderlich; aber es wirken außer Insektenleibern nur noch reizend alle Eiweißstoffe (Eiweiß oder Fleischstückchen), ferner Ammoniaksalze und viele andere stickstoffhaltige Verbindungen, sowie auch Phosphate. Andere Körper bewirken nur eine geringe, von selbst wieder zurückgehende Bewegung hervor.

### 5. Der Geotropismus.

An allen Punkten unserer Erdoberfläche sehen wir die Pflanzen in einer ganz bestimmten Richtung zum Horizonte wachsen. Sehr viele Pflanzenteile stehen vertikal aufrecht, mit ihrer Spitze nach oben; so die Baumstämme, die Stengel und Halme der kleineren Pflanzen, viele direkt aus dem Boden herauswachsenden Blätter, die Stiele vieler Schwämme; dann besonders auch die Stiele der Blütenstände und einzelnen Blüten; ja bei manchen Pflanzen krümmen sich die einzelnen Blumenblätter und Staubgefäße vertikal aufrecht, wodurch die Blüte unregelmäßig oder zygomorph wird (Zygomorphie der Lage). Umgekehrt sehen wir eine stets nach unten gehende vertikale Richtung einschlagen die Pfahlwurzeln und die stärkeren Seitenwurzeln fast aller Pflanzen; auch einige Rhizome wenden sich vertikal nach unten, und von oberirdischen Pflanzenteilen manche im Knospenzustande nach unten gebogene Blütenstiele, wie diejenigen von *Papaver*. Wieder andere Pflanzentheile stehen ebenso regelmäßig in einer schief zur Vertikale geneigten oder sogar genau horizontalen Richtung, wie die Äste, Zweige und Nadeln der Lärche, die Zweige vieler anderer Bäume, die Blattstiele und Blattflächen der allermeisten Bäume und Kräuter, die Ausläufer der Quercie und anderer ausläufertreibenden Pflanzen, die unterirdischen knollen-

tragenden Seitenzweige des Kartoffelstengels, desgleichen die aus den Pfahlwurzeln, namentlich der Leguminosen hervortretenden Seitenwurzeln. Alle diese natürlichen Richtungen erreichen die Pflanzenteile durch bestimmte Bewegungen, indem sie, wenn sie anfänglich in einer anderen Richtung sich befinden oder wenn man sie absichtlich in eine solche gebracht hat, durch Krümmungen sich selbst wieder in die natürliche Richtung versetzen. Die Fähigkeit zu diesen Krümmungen nennen wir Geotropismus, die betreffenden Pflanzenteile geotropisch. Wir deuten mit dieser Bezeichnung nicht nur die Lotlinie an, zu der diese Bewegungen in einer konstanten Beziehung stehen, sondern auch die Kraft, durch welche dieselben veranlaßt und reguliert werden, nämlich die Gravitation oder Anziehungskraft der Erde, also die allgemeine Massenattraktion. Daß diese die Ursache ist, wird nicht nur durch den Umstand bewiesen, daß sie thatsächlich die einzige Naturkraft ist, welche immer in der Vertikallinie wirkt, sondern auch durch die Beobachtung, daß alle anderen etwa denkbaren Faktoren keinen Einfluß auf die Bewegung haben. Im vollkommen dunkeln Raume richten sich die genannten Pflanzenteile genau ebenso vertikal beziehentlich horizontal; und wenn man Samen auf dem Grunde einer freihängenden Bodenschicht aussäet, so wachsen die Wurzeln nach unten in die Luft in das Licht hinaus, die Stengel aber nach oben in den dunkeln Boden hinein; auf stark geneigten Bodenflächen und an steilen Felswänden wachsen Baumstämme und andere Stengel immer vertikal aufwärts, nicht rechtwinklich zur Unterlage. Auch ist festgestellt, daß diejenige Kraft, welche die Schwerkraft zu beeinflussen vermag, nämlich die Centrifugalkraft, auch die Richtungen von Stengel und Wurzel beeinflusst, denn wenn Samen auf einem fortwährend rasch rotierenden Rade keimen, so stellen sich Wurzeln und Stengel in die analogen Richtungen des Radius des Rades. Und wenn man die Schwerkraftwirkung ganz eliminiert, dadurch daß man keimende Samen auf einem um seine Axe sich drehenden horizontalen Cylinder befestigt (Klinostat), so wachsen Stengel und Wurzel in jeder beliebigen Richtung, die sie von anfang an hatten, gerade weiter, und machen keine Krümmungen.

Alle geotropischen Bewegungen werden durch Wachstumsprozesse bedingt. Die Krümmungen, in denen diese Bewegungen bestehen, kommen immer dadurch zustande, daß diejenige Seite des Organes, die dabei zur Konvergenz wird, stärker in die Länge wächst, als die ihr gegenüberliegende. Alle diese Bewegungen sind also aktiv und vermögen Hindernisse zu überwinden. Es war früher eine irrige Ansicht, daß die Wurzelspitze sich wie ein breiartiger Körper infolge ihres eigenen Gewichtes immer nach unten senke; sie hat keine solche Beschaffenheit, sondern übt bei dieser Bewegung sogar einen Druck auf ihre Unterlage und bringt in das spezifisch schwerere Quecksilber ein. Da nun diese Bewegungen auf dem Wachsen beruhen, deßhalb sind sie auch nur auf diejenigen Pflanzenteile, welche wachstumsfähig sind und auf die Periode des Wachstums beschränkt, wie aus dem Nachfolgenden sich ergeben wird, und deßhalb unterbleiben auch



Fig. 18. Geotropismus.

Die Pflanzenteile sind hier in der Form gezeichnet, welche sie durch ihre Bewegung erreichen; die punktierten Linien stellen sie in der ursprünglichen Lage, in welche sie versetzt worden waren, dar.

A—C negativ geotropische Bewegungen. A Stengel von *Vicia faba*, der in der Nähe des Gipfels in weitem Bogen sich aufwärts krümmt. B Halm des Getreides, welcher nur durch die knieförmigen Krümmungen der Knoten, C Zwiebelblätter, welche sich durch Krümmungen ihrer wachsenden Basalregion aufrichten.

D positiv geotropische Bewegungen der Wurzel und der Seitenwurzeln.

die geotropischen Bewegungen, sobald die Bedingungen des Wachstums nicht erfüllt sind, z. B. bei sehr niedriger Temperatur.

Diesenigen Bewegungen, durch welche sich die Pflanzentheile in vertikale Richtung versetzen, wollen wir gewöhnlichen Geotropismus oder Longitudinal-Geotropismus nennen, weil hier die Längsaxe des Pflanzentheiles mit der Richtung der Anziehungskraft der Erde zusammenfällt, wenn die Bewegung ihr Ziel erreicht hat. Aber wir begegnen hier wiederum zwei entgegengesetzten Bewegungen: entweder wendet sich der geotropische Pflanzenteil mit seiner Spitze gegen den Mittelpunkt der Erde oder gegen den Zenith; das Ziel der Bewegung ist also entweder die Richtung vertikal nach unten oder vertikal nach oben. Die erstere Erscheinung nennen wir positiven, die letztere negativen Geotropismus. Denn es liegen hier zwei gerade entgegengesetzte Reaktionen der Pflanze gegen die Schwerkraft vor: in jenem Falle wächst die dem Erdmittelpunkte abgekehrte Seite stärker als die gegenüberliegende, in diesem Falle wird das Wachsen umgekehrt beeinflusst. Das verbreitetste Beispiel für positiven Geotropismus sind die Hauptwurzeln aller Pflanzen. Bringt man dieselben in eine andere als vertikal abwärts gekehrte Stellung, so krümmt sich die Wurzelspitze während der nächsten Stunden so lange, bis sie wieder vertikal nach unten gelangt ist, in welcher Richtung sie dann weiter wächst (Fig. 18D). Da die wachsende Region der Wurzel nur wenige Millimeter bis hinter die Spitze reicht, so ist auch die Krümmung auf diesen Teil beschränkt; die ganze ältere Region der Wurzel bleibt starr. Die Krümmung erreicht einen Viertelskreisbogen, wenn die Wurzel horizontal, aber bis zu einem Halbkreis, wenn sie vertikal aufrecht gestellt worden war. Darum schlägt auch jede aus dem Samen hervortretende Wurzel immer die Richtung nach unten ein, welche zufällige Lage auch der keimende Samen im Boden haben mag. Negativ geotropisch sind hauptsächlich alle von Natur gerade aufrecht wachsenden Stengel- und Blattorgane. Bringt man dieselben auf irgend eine Weise in andere Lage, so machen sie meist schon nach wenigen Stunden einen nach oben gekrümmten Bogen, der wiederum jedesmal so groß ausfällt, daß das Organ endlich ungefähr vertikal zu stehen kommt. An welcher Stelle ein Stengel oder Blatt diese Krümmungen beschreibt, hängt wiederum ganz von der Verteilung der wachsenden Regionen ab. Bei allen Stengeln nämlich, welche an ihrer Spitze einen in Thätigkeit begriffenen Vegetationspunkt haben, befindet sich immer ein ziemlich langes Endstück des Stengels im Wachstum; daher krümmen sich dieselben in einem weiten über diese ganze Region sich erstreckenden Bogen aufwärts (Fig. 18A). Stengel, die an ihrer Spitze frühzeitig einen Blütenstand ausbilden und also von dieser Zeit an keinen terminalen Vegetationspunkt haben, wie z. B. die Halme des Getreides, zeigen an ihren intercalaren Vegetationspunkten (S. 35), d. h. an den Knoten, die geotropischen Bewegungen; während nämlich die Halmglieder völlig gerade bleiben, vermitteln die Knoten, gleichsam wie Gelenke, die Bewegung durch starkes Wachstum ihrer nach unten gekehrten Seite, wodurch sie knieförmige Biegun-

gen nach oben machen und dadurch den Stalm aufrichten (Fig. 18B). Viele Blätter mit basalen Vegetationspunkten (S. 35), z. B. diejenigen der Zwiebel, gehen aus jeder von der Lotlinie abweichenden Stellung wieder in die vertikal über durch Krümmung ihrer untersten Basis, weil eben hier die Wachstumsfähigkeit auf diese Region beschränkt ist (Fig. 18C).

Bei den oben genannten Pflanzenteilen, deren natürliche Richtung ungefähr der Horizontalen entspricht, wird das Wachstum durch die Schwerkraft in einer ganz anderen Weise als beim gewöhnlichen Geotropismus beeinflusst. Wir bezeichnen daher diese Bewegungsart als Transversal- oder Diageotropismus. Denn hier ist das Ziel der Bewegung diejenige Stellung, wo die Längsaxe, also die Wachstumsrichtung des Organes rechtwinklig zu der Richtung steht, in welcher die Erdbanziehung wirkt. Geben wir einem solchen Pflanzenteil die Richtung vertikal nach oben, so krümmt er sich so weit abwärts, bis er die Horizontale ungefähr erreicht hat; und kehren wir ihn lotrecht nach unten, so krümmt er sich um ebensoviel aufwärts. Es wird also bei diesem Geotropismus an einem und demselben Pflanzenteil bald die nach unten, bald die nach oben gekehrte Seite durch die Schwerkraft zu stärkerem Wachstum veranlaßt, je nachdem die Spitze des Organs nach unten oder nach oben abgelenkt ist.

Um die Beeinflussung des Wachstums durch die Schwerkraft bei diesen verschiedenen Bewegungen zu erklären, hat man verschiedene Hypothesen aufgestellt, ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, eine oder die andere zu beweisen. Was von beachtenswerten Thatsachen noch weiter bekannt geworden ist, erschwert es nur noch mehr, auf physikalischem Wege eine Erklärung zu finden. Dahin gehört namentlich die Empfindlichkeit der Wurzelspitze bei diesen Bewegungen, indem dekapitierte, d. h. ihrer äußersten aus Meristem und Haube bestehenden Spitze beraubte Wurzeln, nicht auf die Schwerkraft reagieren, obgleich sie noch wachstumsfähig sind. Ferner auch der Umstand, daß ein und derselbe Pflanzenteil die Art seines Geotropismus ändern kann: der anfangs positiv geotropische Blütenstiel des Mohns wird kurz vor dem Aufblühen negativ und richtet sich aufrecht; der transversalgeotropische Seitenzweig der Lanne wird nach Verlust des aufrecht gewachsenen Gipfeltriebes selbst negativ geotropisch und ersetzt jenen dadurch; nach Verlust der Pfahlwurzel pflegen eine oder mehrere bis dahin transversalgeotropische Seitenwurzeln positiv geotropisch zu werden und dadurch die Pfahlwurzel zu vertreten. Bei allen diesen Bewegungen tritt allerdings die Zweckmäßigkeit für die Pflanze auf das augenfälligste hervor, indem für die Existenz und für die Funktion der Organe jedesmal die Art ihres Geotropismus gerade die passendste ist, was eine einfache Ueberlegung hinsichtlich der angeführten Beispiele leicht ergeben wird.

## 6. Der Geotropismus.

Mit diesem Ausdruck belegen wir die Eigenschaft vieler Pflanzenteile, daß sie in ihrer Richtung durch das Licht beeinflusst werden. Sehr auffallend

tritt die Erscheinung dann hervor, wenn die betreffenden Pflanzenteile einseitig beleuchtet werden, also z. B. wenn die Pflanzen in einem Zimmer nahe dem Fenster stehen. Die Stengel fast aller Pflanzen, sowie lange Blattstiele krümmen sich dann gegen die einseitige Lichtquelle hin; sie beschreiben also einen Bogen, dessen Konkavität dem Lichte zugekehrt ist; die Krümmung geht solange fort, bis der Endteil ungefähr in die Richtung der Lichtstrahlen gelangt ist. Wir nennen dies den positiven Heliotropismus. Er hat zur Folge, daß auch unter ungünstigen Lichtverhältnissen die grünen Blätter möglichst nach dem Lichte gekehrt werden. Es giebt aber auch Pflanzenteile, welche sich vom Lichte abwenden, indem sie unter denselben Umständen die entgegengesetzte Krümmung erleiden; dieser negative Heliotropismus kommt vor an dem kletternden Stengel des Epheu und an den Ranken von *Vitis*, *Ampelopsis* zc., wodurch diese zum Anklammern bestimmten Organe nach der dunkelsten Seite hin sich wenden, ferner an den Stengeln von *Lysimachia nummularia*, die infolge dessen dem Erdboden angebrückt wachsen, an manchen Blütenstielen, welche nach der Befruchtung nach unten sich krümmen; endlich auch an den Wurzeln mancher Pflanzen, z. B. bei Senf, Kresse, Erbse, Mais zc. Auch die heliotropischen Bewegungen beruhen auf einer einseitigen Förderung des Längenwachstums, sie haben daher dieselben Formen, wie die geotropischen Bewegungen und sind diesen überhaupt völlig analog, nur daß hier als Reizursache der Gang der Lichtstrahlen und nicht die Gravitation wirkt. Auf freiem Felde ist von heliotropischen Bewegungen nicht viel zu sehen, weil eben das Licht von allen Seiten ziemlich gleichmäßig einwirkt; doch lassen auch hier z. B. die Sonnenblumen ihre Köpfe bei Sonnenschein dem Laufe der Sonne folgen. Von den einzelnen Strahlengattungen wirken die stark brechbaren, besonders die violetten, am energischsten, die minder brechbaren schwächer, die gelben gar nicht auf die heliotropischen Pflanzenteile.

Wie es nun einen Transversalgeotropismus giebt, so giebt es auch noch einen Transversal- oder Diaheliotropismus. Denn viele Pflanzenteile, besonders flach ausgebreitete Organe, stellen sich mit ihrer Längsaxe nicht wie beim gewöhnlichen Heliotropismus parallel zu den Lichtstrahlen, sondern rechtwinklig dazu, so daß sie ihre Fläche denselben darbieten und zwar stets eine bestimmte Seite. Es handelt sich hier nämlich immer um bilateral gebaute Organe, d. h. um solche, bei denen beide Seiten einen verschiedenen Bau zeigen; die Oberseite pflegt allein das chlorophyllführende Gewebe oder doch wenigstens die chlorophyllreichsten Zellen zu enthalten, die Unterseite ist ärmer an Chlorophyll oder frei davon, besitzt aber oft andere Bildungen, die der Oberseite abgehen, wie z. B. Spaltöffnungen. Die natürliche gegen das Licht orientierte Stellung dieser Pflanzenteile ist nun regelmäßig so, daß die Oberseite der Lichtquelle zugewendet und so den Lichtstrahlen möglichst dargeboten wird. Fast alle flachen und breiten grünen Blätter zeigen diese Stellungen auf das deutlichste; im Freien bei allseitig gleicher Beleuchtung von oben sehen wir sie in ungefähr



horizontaler Lage mit der Oberseite dem Himmel zugekehrt, ganz gleichgültig welche Richtung der Stengel oder der Zweig haben mag, an welchem sie sitzen; bei einseitiger Beleuchtung in einem Zimmer oder am Rande eines Waldes oder Gebüsches, orientieren sich dagegen alle so, daß ihre Oberseiten dem Fenster

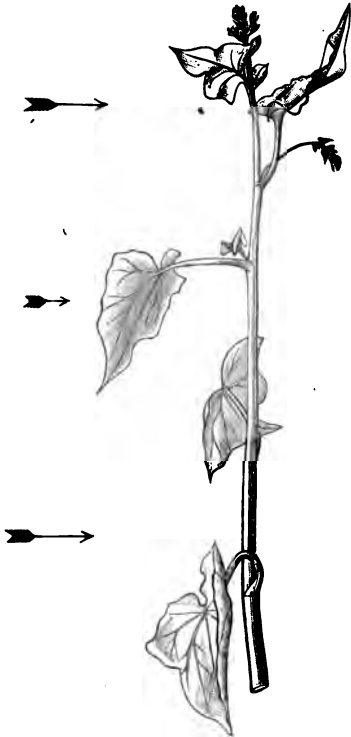


Fig. 19. Bewegungen der Blätter durch Transversalheliotropismus. Ein vertikal gehaltener, nur von der Seite her in der Richtung der Pfeile beleuchteter Stengel des Buchweizens. Man sieht vier Blätter an den vier verschiedenen Seiten des Stengels, jedes mit derjenigen Bewegungsform, die es an der betreffenden Stengelseite ausführen muß, um die Blattflächen mit der Oberseite der Lichtquelle zuzuwenden. Die 4 Blätter standen, bevor die einseitige Beleuchtung eintrat, horizontal ausgebreitet.

beziehentlich der freien Seite zugekehrt sind. Auf Transversalheliotropismus beruht auch das auf Substratflächen jeder beliebigen Richtung hinfriedende Wachstum vieler erd-, stein- und baumrindembewohnender Lebermoose, desgleichen der horizontale Wuchs mancher Stengelorgane höherer Pflanzen. Denn alle genannten Teile wachsen im Dunkeln vertikal aufrecht, da sie meist negativen Geotropismus besitzen; dieser wird aber eben von der stärkeren Wirkung des Lichtes in dem angegebenen Sinne überwogen. Die Bewegungen, welche die Pflanzenteile ausführen, um in ihre transversalheliotropische Stellung zu gelangen, kann man sich am besten klar machen, wenn man die Blätter an einem einseitig beleuchteten vertikalen Stengel (Fig. 19) oder an einem im Freien befindlichen horizontalen Zweige beobachtet. Bei den Blättern führen hauptsächlich die Stiele und zum Teil die Hauptrippen diese Bewegungen aus. Wird ein vertikal stehender Stengel, dessen Blätter bis dahin horizontale Richtung hatten, einseitig beleuchtet, so sehen wir das Blatt, welches jetzt mit der Spitze dem Lichte zugekehrt ist, die Oberseite seines Stieles und seiner Rippe konverg, dasjenige, welches die Basis dem Lichte zugehrt, die nämliche Seite der genannten Organe konvex krümmen, bis beide in der richtigen Lage zum Lichte sich befinden (Fig. 19). Die Bewegungen können dabei aber noch komplizierter werden, indem auch Torsionen des Stieles mit Hülfe leisten; dies tritt an den mit einer Seitenkante gegen die Lichtquelle schauenden Blättern

ein, indem sich jedes mit der linken Platte gegen das Licht gefehrte Blatt um einen Viertelfreisbogen links, jedes rechte ebensoviel rechts um seine Axe dreht (Fig. 19), wodurch auch hier auf dem kürzesten Wege die Blattoberseiten der Lichtquelle zugewendet werden. Eine genügende Erklärung, warum durch den Gang der Lichtstrahlen das Wachstum so beeinflusst wird, daß diese Bewegungsformen zu stande kommen, haben wir noch nicht.

Übrigens kann auch die heliotropische Eigenschaft eines und desselben Pflanzenteiles mit dem Helligkeitsgrad des Standortes sich ändern. Die Stengel von *Tropaeolum majus* sind in schwachem Lichte positiv, in hellem negativ heliotropisch. Auch die Stengel von *Polygonum aviculare* und anderer Unkräuter wachsen nur auf ganz kahlem sonnigen Standorte dem Boden angebrückt, zwischen anderen beschattenden Pflanzen richten sie sich auf.

Das Licht bewirkt auch noch einige andere Bewegungen, welche in dem Vorangehenden nicht inbegriffen sind. So haben die Blätter von *Lactuca scariola* und *Tanacetum* nur an schattigen Orten die gewöhnliche Stellung, an sonnigen Standorten drehen sie sich in die Vertikalebene, oft sogar in meridionale Richtung (Kompaßpflanzen), wodurch sie vor den direkten Einwirkungen der Mittagssonne am besten geschützt sind.

Je entfernter wir gegenwärtig noch von einer genügenden physikalischen Erklärung der heliotropischen Bewegungen sind, desto überzeugender tritt die Zweckmäßigkeit derselben für die Bedürfnisse des jeweiligen Pflanzenteiles überall hervor, wie in allen hier angeführten Fällen leicht herauszufinden ist.

### 7. Richtungsbewegungen gegen verschiedene andere Reize.

Man hat gefunden, daß noch verschiedene andere Einflüsse in analoger Weise wie Schwerkraft und Licht auf wachsende Pflanzenteile richtend wirken, d. h. eine gegen die Kraftquelle positive oder negative Bewegung hervorrufen. Einen Thermotropismus hat man an Wurzeln beobachtet, indem diese sich meist von einer einseitigen Wärmequelle bei hoher Temperatur negativ abwenden, dagegen positive Krümmung zeigen, wenn niedrigere Temperatur einwirkt. Hierbei ist nicht die Temperaturdifferenz zweier Seiten, sondern die Wärmestrahlung das wirksame. Sehr verbreitet ist an den Wurzeln der Hydrotropismus, der sich darin zeigt, daß dieselben von feuchten Körpern angezogen werden; sie krümmen sich mit ihren Spitzen, sogar entgegengesetzt ihrem Geotropismus, nach jeder beliebigen Seite, wo ein größere Feuchtigkeit besitzender Körper sich neben ihnen befindet; deshalb werden z. B. die Seitenwurzeln, wenn sie etwa aus der Bodenoberfläche hervorgewachsen sind, wieder zu derselben hingelenkt. Einen Rheotropismus hat man an Maiswurzeln beobachtet, die in strömendem Wasser wachsend, konstant dem Strome sich entgegenkrümmen. Auch Galvanotropismus ist bekannt: Wurzeln in einer Flüssigkeit wachsend, durch welche ein galvanischer Strom geleitet wird, krümmen sich negativ, d. h. mit dem Strome von der Anode hinweg; die Krümmung wird aber bei stärkeren

Strömen positiv, weil dann auf der der Anode zugekehrten Seite Störungen des Wachstums eintreten.

### 8. Die hygroscopischen Bewegungen.

Manche Pflanzenteile kommen dadurch in Bewegung, daß gewisse Gewebe aus der Umgebung Wasser aufnehmen oder solches an dieselbe abgeben und also quellen oder schwinden. Da es sich dabei um sehr hygroscopische Teile handelt, so tritt mit jedem Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit die Bewegung ein. Beispiele sind: die bei Trockenheit sich kugelig zusammenrollende Zerichorose (*Anastatica hierochuntica*), die auf den geringsten Feuchtigkeitswechsel reagierenden uhrzeigerartigen Drehungen der Grannen an den Früchten von *Avena*, *Stipa*, *Erodium*, *Geranium*, vermittels deren sich diese Früchte in den Erdboden einbohren, die schirmartigen Ausbreitungen der Saatkronen vieler Kompositenfrüchte, die ihnen bei trockenem Wetter als Flugapparate zur Verbreitung dienen, das Aufspringen der meisten Kapsel Früchte, der Antheren und der Farnsporangien bei Eintritt von Trockenheit. Es handelt sich dabei im allgemeinen um Quellungs- oder Contractionsercheinungen von Zellmembranen, welche in gewissen Richtungen Wasser in ungleicher Stärke imbibieren und wieder abgeben und dementsprechend selbst Krümmungen oder Drehungen machen müssen, oder welche mit anderen Zellmembranen in diesem Sinne in Antagonismus stehen.

### 9. Die organbildenden Kräfte.

Zu den Aufgaben der Physiologie gehört es auch, die Kräfte zu ergründen, welche an jedem lebenden Wesen die demselben eigene Gestalt und Bildung hervorbringen. Wir haben es hier mit zwei Arten von Kräften zu thun: erstens mit solchen, die in der Pflanze selbst liegen, und zweitens mit gewissen äußeren Naturkräften, welche in ihrer Einwirkung auf die Pflanze die organbildenden Prozesse beeinflussen oder geradezu bestimmen können.

Von den in der Pflanze liegenden gestaltbedingenden Kräften haben wir keine nähere Kenntnis. Wir sehen aus jedem Samenkorn die Pflanze in allen Eigentümlichkeiten der Mutterpflanze wiederum hervorgehen, wir sehen selbst aus einzelnen abgetrennten Stücken einer erwachsenen Pflanze, z. B. aus einem mit Auge versehenen Stück Kartoffelknolle, aus einem als Steckling dienenden Zweigstück, selbst aus Blattstückchen, wenn dieselben Knospen und Wurzeln erzeugen können, wie bei Begonien zc., die Pflanze sich mit allen ihr eigenen Merkmalen reproduzieren. Selbst der Unterschied des oberen und unteren Endes der Pflanze tritt wieder in derselben Weise an jedem Stücke bei der Reproduction hervor. Denn ein isoliertes Stengelstück erzeugt in seiner organisch unteren Hälfte und besonders am untersten Ende nur Wurzeln, in seiner organisch oberen Hälfte nur beblätterte Triebe. Dies geschieht auch dann, wenn man das Stengelstück biegt und mit beiden Enden in Wasser oder feuchten

Boden bringt; es sind also dabei äußere Verhältnisse nicht maßgebend. Darum bildet auch ein als Steckling behandeltes Stengelstück nur am organisch unteren Ende den sogenannten Callus, d. i. eine vom Cambium der Schnittfläche ausgehende wulstartige Gewebemasse, welche nicht nur die Verheilung der Wundstelle herbeiführt, sondern auch die neue Wurzelbildung erzeugt. Dieselbe Erscheinung tritt auch ein, wenn ein Zweig einer Pflanze zwar organisch, aber noch nicht mechanisch von der Pflanze getrennt ist, nämlich wenn er geringelt, d. h. an einer Stelle bis auf das Holz von der Rinde entblößt worden ist: es bildet dann nur der obere Wundrand, der also das untere Ende des isolirten Triebes ist, Callus in Form einer Überwallungswulst. Die Stücke eines Stengels verhalten sich also etwa so wie jedes Fragment eines Magneten, das auch die beiden Pole immer wieder an denselben Enden zeigt. Wir können aber daraus nichts weiter schließen, als daß die fraglichen Kräfte in jedem Bruchstücke der Pflanze, vielleicht in jeder Zelle in latenter Form vorhanden sind. Das Wesen dieser Kräfte ist uns ganz unbekannt; die alten Physiologen faßten dieses Unerklärte in den Ausdruck Bildungstrieb (nisus formativus) zusammen. Wir sind jetzt nur insofern weiter gekommen, als wir diese unbekannten Kräfte in das Protoplasma verlegen und in diesem, vielleicht speziell in den Zellkernen (S. 4), die Träger der Vererbung bei allen Vermehrungen der Zellen erblicken. Wie man im Näheren sich die Sache denkt, ob man im Protoplasma eine Menge überaus kleiner sich selbst fortpflanzender Reimchen, Mikrosomen, die bei der Vermehrung der Zellen auch in die Tochterzellen übergehen, oder ob man darin besondere organbildende Stoffe, z. B. wurzel- und sproßbildende Stoffe, annimmt, welche durch innere und äußere Kräfte getrieben, bald nach diesem, bald nach jenem Ort wandern und in Thätigkeit treten, das liegt alles auf dem Gebiete der Hypothese. Mit der Vererbung werden wir uns unten bei der Fortpflanzung nochmals zu beschäftigen haben.

Wo äußere Kräfte die organbildende Thätigkeit der Pflanze bestimmen, da sind uns zwar diese Kräfte bekannt, aber von dem Zusammenhang derselben mit den durch sie veranlaßten Bildungsthätigkeiten in der Pflanze haben wir keine genauere Vorstellung. Nur die Zweckmäßigkeit der jeweiligen Einflüsse springt in der Regel wiederum klar in die Augen. Es handelt sich hier besonders um folgende Thatfachen.

1. Die Schwerkraft beeinflusst die Bildungsthätigkeit an Stecklingen, die man horizontal in die Erde legt, insofern als die größere Anzahl von Adventivwurzeln an der jedesmal nach unten gelegten Seite entsteht. Dagegen läßt sich der durch innere Ursachen bedingte Gegensatz des organisch unteren und oberen Endes durch Umkehrung des Stecklings nicht verwischen. Gelingene Umkehrungen von Bäumen, die mit der Krone in die Erde gepflanzt, aus den Wurzeln belaubte Triebe brachten, sind große Seltenheiten. Kartoffelnollen verkehrt, d. h. mit dem Nabel nach oben gepflanzt, sollen bei geringer Saattiefe

einen höheren, bei größerer Tiefe einen geringeren Ertrag geben als bei aufrechter Lage.

2. Licht. Ausgezeichnete Beispiele dafür, daß durch die Richtung der Lichtstrahlen allein die bilaterale Organisation eines Pflanzenteiles bestimmt werden kann, sind die flachen und in derselben Ebene verzweigten Sprossen von *Thuja occidentalis*, deren obere Seite glänzend dunkelgrün, mit chlorophyllreichem Gewebe versehen und ohne Spaltöffnungen, deren untere Seite aber matt hellgrün, chlorophyllarm und spaltöffnungsreich ist, desgleichen die Brutknospen der *Marchantia*, die selbst nicht bilateral sind, aber zu Thallussprossen auswachsen, an denen die Oberseite grünes Gewebe, die Unterseite chlorophyllfreies Gewebe und Wurzelhaare bildet. Diese Bilateralität wird nur durch die Stellung zum Lichte entschieden, indem stets die dem Lichte zugekehrte Seite zur Oberseite wird, was man also beliebig hervorrufen kann. Es ist dies um so bemerkenswerter als die Bilateralität der meisten anderen Organe, wie namentlich die der Blätter, nur durch innere Kräfte gemäß ihres Ursprunges am Stengel bestimmt werden und durch Licht sich nicht regulieren lassen.

Einen gewissen Einfluß übt auch die Lichtintensität, indem an sonnigen und schattigen Standorten ein Unterschied von Licht- und Schattenblättern, z. B. bei der Buche, auftritt. Die ersteren sind kleiner, dicker und derber und durch mächtig ausgebildete Palissadenzellen ausgezeichnet, die in den Schattenblättern ihre Form oft ganz verlieren, wogegen das Schwammparenchym hier mehr ausgebildet ist. Bei Monokotylen scheint dieser Einfluß nicht hervorzutreten.

3. Das Medium übt in vielen Beziehungen einen Einfluß auf die Bildungsthätigkeit der Pflanze aus. Hierher gehören zunächst die verschiedenen Standortformen gewisser Pflanzen, besonders die Umwandlung, welche Wassergewächse in ihrer Landform zeigen. So vertauscht *Polygonum amphibium* die langgestielten, fahlen, nur oberseits mit Spaltöffnungen versehenen Schwimmblätter auf dem Lande mit den kurzgestielten, behaarten, unterseits Spaltöffnungen tragenden Luftblättern. Manche Sumpfpflanzen bilden an den in tieferem Wasser untertauchten Stengelteilen Wasserblätter, welche außer in der Gestalt auch dadurch abweichen, daß sie ohne Haare und Spaltöffnungen sind, und die Struktur typischer Wasserpflanzen bekommen, d. h. die Epidermiszellen haben geradlinige Wände und Chlorophyll, das Mesophyll verliert die Palissadenstruktur und bekommt große Lufträume, die mechanischen Gewebe und die Zahl der Gefäße werden reduziert. Landpflanzen zeigen bei trockenem Standort nach Zahl und Größe der Blätter eine Reduktion der Transpirationsfläche, Zunahme der Dicke und der Cuticularisierung der Epidermiswände, Zunahme der Haarbildung, Abnahme der Zahl der Spaltöffnungen und der Größe der Interzellulargänge, Beförderung der Palissadenstruktur des Mesophylls, stärkere Bildung mechanischer Elemente und zahlreichere und weitere Gefäße — Verhältnisse, welche mit dem geringeren Wassergehalt der Luft und also mit der gesteigerten Transpiration zusammenhängen und sich daher auch künstlich erzielen lassen.

Die Bedeckung mit Erde bewirkt an den Stengeln den Eintritt von Verfortung in der Epidermis, stärkere Ausbildung der Rinde, Zurücktreten der mechanische Elemente und schwächere Holzbildung. An vielen Pflanzenstengeln wird an den mit Erde bedeckten Teilen Bildung von Adventiwurzeln hervorgerufen, wie man beim Behäufeln der Pflanzen und bei der Bewurzelung der Absenker beobachtet.

Einen großen Einfluß hat die Beschaffenheit des Mediums auf die Bewurzelung. In Wasser und in unfruchtbarem Sande wachsen die Wurzeln zwar sehr in die Länge, verzweigen sich aber sehr wenig. Je besser und nährstoffreicher aber der Boden ist, desto mehr verzweigen sich die Wurzeln, so daß hier eine gleichgroße Bodenstelle weit reichlicher durchwurzelt ist. Auch ein einzelner Nährstoff kann in dieser Beziehung von Wirkung sein, z. B. wenn verschiedene Wurzeln eines und desselben Individuums in stickstoffhaltiger und stickstofffreier Nährlösung wachsen. Die Konzentration einer Lösung hat auf die darin vor sich gehende Wurzelbildung Einfluß: bei  $\frac{1}{2}$ —2 pro Tille Gehalt einer Nährstofflösung entwickeln sich die Wurzeln am normalsten; bei stärkerer wie bei schwächerer Konzentration bleibt die Wurzelverzweigung mehr zurück. Die Bildung der Wurzelhaare beginnt erst bei einem gewissen minimalen Feuchtigkeitsgrade, bei einem etwas höheren ist sie am größten; in ganz nassem Boden oder im Wasser dagegen werden weit kürzere oder gar keine Wurzelhaare gebildet.

Die zunehmende Gebirgshöhe verändert die Pflanzen auffallend, indem kürzere Stengel und Zweige, sowie kleinere Blätter (sehr bemerkbar an den Fichtennadeln; auch an Buchenblättern, die auf jede 100 m Höhe um je 0,1 qm der durchschnittlichen Oberfläche von 1000 Blättern abnehmen) gebildet werden, womit auch die immer geringere Dicke der Jahresringe mit zunehmender Höhenlage zusammenhängt. Dagegen nehmen die Blumentronen auf hohen Gebirgen eine bedeutendere Größe an. Ob und wie weit hier stärkere Lichtwirkung, oder verdünntere Luft oder kürzere Sommerperiode beteiligt sind, ist unbekannt.

4. Mechanische Einflüsse. Wir kennen einige Fälle, wo der Kontakt mit einem fremden festen Körper wie ein Anreiz zur Bildung von Organen wirkt. Bei den Schmarogerpilzen kommt die Bildung der an die Nährpflanze sich anlegenden und in sie eindringenden Organe (Appressorien, Haustorien) erst durch die Berührung mit dem fremden Körper zustande; ebenso bei den Stengeln der *Cuscuta*-Arten die Bildung der an die Nährpflanze sich ansetzenden Haustorien, bei den Ranken von *Ampelopsis* die Ausbildung der zum Anklammern dienenden Endverbreiterungen, welche als Haftballen bezeichnet werden, bei den Brutknospen von *Marchantia* die Entstehung der Wurzelhaare nur an der vom Substrate berührten Seite. Auch die unter Aufblähung eintretenden innigen Umwachsungen, welche die Wurzelhaare der Pflanzen den vielen Bodenteilen gegenüber, mit welchen sie in enge Berührung kommen, zeigen, sind wohl Kontaktwirkungen.

5. Gegenseitige Beeinflussung der Pflanzenorgane. Wir kennen manche Fälle, wo die Bildung von Organen durch die Anwesenheit oder durch das Verschwinden eines zweiten Organes der Pflanze bedingt wird. Hierher gehört besonders der auffallende Einfluß des Entgipfelns, den wir an den Baumstämmen wie an den Stengeln der krautigen Pflanzen beobachten: wenn der Gipfeltrieb, beziehentlich der Hauptstengel abgeschnitten, abgebrochen oder durch Absterben zerstört ist, so werden ein oder mehrere tiefer stehende Seitenzweige unter geotropischer Aufwärtskrümmung in ihrem Wachstum bedeutend gefördert. Die stärkere Bestockung, welche am Getreide, an den Gräsern und vielen anderen Pflanzen nach Abmähen oder Abweiden eintritt, gehört ebenfalls hierher. Auch der einzelne Zweig reagiert in dieser Weise, wie es nach Verschneiden und nach Verbeißen der Zweige durch Vieh und Wild zu sehen ist, wo die sonst ruhend bleibenden Knospen am Grunde des Zweigstumpfes in Mehrzahl zum Austreiben angeregt werden und dadurch besenförmige Verzweigungen zustande kommen. Ferner besteht eine unverkennbare Correlation zwischen Wurzel- und Sproßbildung. Die Kartoffeltriebe wachsen erst dann aus der Knolle aus, wenn die letztere sich bewurzelt hat. Und umgekehrt wirkt eine höhere Trieb- und Blattbildung in ähnlichem Grade fördernd auf die Wurzelbildung. An Randbäumen des Waldes pflegt sogar an derjenigen Stammseite, welche in der Beastung begünstigt ist, eine entsprechend geförderte Wurzelbildung einzutreten.

---

## 2. Teil.

### *metabolism* **Der Stoffwechsel der Pflanze.**

In allen lebenden Pflanzen vollziehen sich chemische Prozesse, durch welche der stoffliche Bestand des Pflanzentkörpers sich ändert. Die auffallendste Erscheinung dieser Art ist die Massenzunahme der wachsenden Pflanze. Hierbei handelt es sich also um Aufnahme fremder Stoffe in den Pflanzentkörper, und diesen Prozeß bezeichnen wir als Ernährung. Weiter sehen wir, daß die als Nahrung aufgenommenen Stoffe in der Pflanze zu einer großen Anzahl neuer chemischer Verbindungen sich umgestalten; es sind das die vielen wertvollen Stoffe, welche uns die Pflanzen liefern; wir werden diese Vorgänge unter der Bezeichnung Stoffbildungen zusammenfassen. Endlich finden in der lebenden Pflanze auch stetig Prozesse statt, bei welchen dem Pflanzentkörper Stoff verloren geht, wie dies nicht nur durch die regelmäßige Abstoßung gewisser Organe, sondern auch durch den Atnungsprozeß bedingt wird. Für das richtige Verständnis aller dieser Erscheinungen ist indes zunächst eine Kenntnis der wichtigsten chemischen Eigenschaften der Pflanzen erforderlich.

### 1. Abschnitt.

#### **Die chemischen Eigenschaften der Pflanzen.**

Von den 66 bekannten chemischen Elementen sind es nur höchstens folgende 15, welche allgemein am Aufbau des Pflanzentkörpers beteiligt sind: 1. Kohlenstoff, ein ausnahmsloser Bestandteil aller organischen Verbindungen, aus denen die Pflanzensubstanz besteht, daher auch durch langsame Verbrennung vegetabilischer Teile, z. B. des Holzes, in großer Menge darstellbar. Beinahe die Hälfte der vegetabilischen Substanz ist Kohlenstoff. 2. Wasserstoff, ebenfalls ein Hauptbestandteil der organischen Pflanzenstoffe und des in allen Pflanzen vorhandenen Wassers. 3. Sauerstoff, das dritte konstituierende Element der meisten organischen Verbindungen und der andere Bestandteil des Wassers. 4. Stickstoff, zusammen mit den drei vorigen Elementen ein Bestandteil wichtiger organischer Verbindungen des Pflanzentkörpers, besonders der Eiweißstoffe, der Amide, vieler Alkaloide, einiger Glykoside und Fermente,



außerdem auch in den Nitraten und den Ammoniaksalzen enthalten, die manchmal in den Pflanzen vorkommen. Je nach der Menge, in der diese stickstoffhaltigen Körper auftreten, giebt es stickstoffreiche und stickstoffärmere Pflanzenteile. Es enthalten an Stickstoff in Prozenten der Trockensubstanz Runkelrüben 0,20, Kartoffelknollen 0,34, Roggenkörner 1,9, Haferkörner 2,0, Erbsensamen 3,5, Lupinensamen 5,0, Champignon 7,26. 5. Schwefel, in allen Pflanzenteilen, wenn auch in geringen Mengen enthalten, weil Bestandteil der Eiweißstoffe. 6. Phosphor, als Bestandteil der in allen Pflanzenteilen vorkommenden Phosphorsäure. 7. Chlor, in meistens sehr geringen Mengen in Form von Chloriden in allen Pflanzen. 8. Silicium, als Kiesel-erde fast in allen Pflanzen, wiewohl nur in wenigen in einigermaßen erheblicher Menge. 9. Kalium, allen Pflanzen in Form von Kalisalzen eigen. 10. Natrium, wie voriges allgemein verbreitet. 11. Calcium, in Form von Kalksalzen bei allen Pflanzen, bei vielen in erheblicher Menge vorhanden. 12. Magnesium, als Bittererdesalze in allen Pflanzen zu finden. 13. Eisen, in wenn auch äußerst geringen Mengen sämtlichen grünen Pflanzen eigen. 14. Mangan, wie voriges in geringen Spuren in vielen Pflanzen enthalten. 15. Aluminium, in den Lycopodium-Arten sicher nachgewiesen, sonst nur in so geringen Spuren zu finden, daß der Verdacht einer Verunreinigung durch äußerlich anhängenden Staub nicht ausgeschlossen ist. Außerdem sind noch gewisse Elemente auf einige Pflanzen beschränkt; so Jod und Brom in den Meer- und Meerstrandpflanzen, Fluor in den Samenschalen des Getreides. Und als zufällige Seltenheit hat man noch verschiedene andere Elemente in sehr geringen Mengen in Pflanzen, welche für gewöhnlich davon nichts enthalten, gefunden, wie Arsen, Selen, Titan, Bor, Lithium, Rubidium, Barium, Strontium, Zink, Zinn, Kobalt, Nickel, Kupfer, Blei, Thallium, Silber und Quecksilber. Für das Pflanzenleben hat die Anwesenheit derselben keine Bedeutung.

In der Pflanze kommen diese Elemente natürlicher Weise in Form von chemischen Verbindungen vor. Jede Pflanze und jeder Pflanzenteil läßt zunächst zweierlei Substanzen unterscheiden: er besteht aus Wasser und aus Trockensubstanz. Beide kann man von einander trennen, wenn man den Pflanzenteil an freier Luft liegen läßt oder einer höheren Temperatur, am besten 100° C., aussetzt, wobei er das Wasser verliert und wobei endlich, wenn kein Gewichtsverlust mehr eintritt, die Trockensubstanz übrig bleibt. Der Wassergehalt der Pflanzenteile ist sehr ungleich: bei den Blättern der meisten Kräuter beträgt er 60–80 pCt., bei den Succulenten und den saftigen Früchten 85–95 pCt., bei Wasserpflanzen, z. B. Algen, bis zu 98 pCt. Es giebt auch wasserärmere Pflanzenteile. So enthält der Holzkörper der Bäume nur 44–55 pCt., die reifen lufttrockenen Samen sogar nur wenige Prozente Wasser.

Die Trockensubstanz, welche also die gesamte feste Substanz des Pflanzkörpers darstellt, läßt sich wieder in zwei Kategorien von Stoffen zerlegen, in die verbrennliche oder organische Substanz und in die Asche. Jede

pflanzliche Trockensubstanz verbrennt nämlich und hinterläßt dabei einen weiß oder grau gefärbten unverbrennlichen Rückstand, der eben als Asche bezeichnet wird. Das durch die Flamme Zerstörte sind sämtliche organischen Verbindungen, die eigentlichen vegetabilischen Stoffe; beim Verbrennen oxydieren sie sich und zerfallen in Kohlen säure, Wasser, Stickstoff, Ammoniak, welche größtenteils sich verflüchtigen. Die Asche stellt die mineralischen Stoffe dar, welche die Pflanze aus dem Boden aufgenommen und in sich angesammelt hat. Sie besteht aus einem Gemenge von Salzen, in denen wir die oben aufgezählten Elemente finden. Doch ist die Kohlen säure, welche sich reichlich als kohlen saure Salze in den Pflanzenaschen findet, erst bei der Verbrennung aus organischen Verbindungen, besonders aus organischen Säuren, entstanden; ebenso ist ein Teil der schwefelsauren Salze oder Schwefelmetalle nicht in dieser Form in der Pflanze vorhanden gewesen, sondern stammt aus dem Schwefel, den die Eiweißstoffe enthalten. Es giebt aschenreiche und aschenärmere Pflanzenteile; so enthalten an Asche z. B. Roggenkörner 2,09, Roggenstroh 4,46, Kartoffelknollen 3,79, Kartoffelblätter 8,58, Tabakblätter sogar 17,16, Eichenholz 0,48, Kiefernholz 0,30 pCt. der Trockensubstanz, wonach also im Allgemeinen die Blätter die aschenreichsten Teile sind. Die Aschen der Pflanzen haben auch eine verschiedene Zusammensetzung, insofern als die relativen Mengenverhältnisse der einzelnen Aschebestandteile sehr mannigfaltig sind; es zeigt sich aber darin bei den verschiedenen Pflanzen und Pflanzenteilen ein ziemlich konstantes Verhalten, welches je nach Standorts- und anderen äußeren Verhältnissen nur unbedeutenden Schwankungen unterliegt. Wir können danach Pflanzen und Pflanzenteile z. B. als kalireiche, kalkreiche, kieselreiche zc. unterscheiden.

Die organische Substanz des Pflanzenkörpers besteht immer aus einer großen Anzahl organischer Verbindungen, von denen jedenfalls ein beträchtlicher Teil sich in allen Pflanzen wiederholt. Es sind dies namentlich diejenigen, welche wesentlich zum Aufbau einer jeden einzelnen Zelle gehören. Außerdem kommen aber auch viele organische Körper vor, welche nur auf einzelne Pflanzenteile oder nur auf einige wenige Pflanzen beschränkt sind. Die wichtigsten organischen Pflanzenstoffe sind: 1. die Kohlenhydrate, allgemein pflanzliche Bestandteile, zu denen hauptsächlich Cellulose, Stärkemehl, Inulin, Dextrin, Gummi und Pflanzenschleim, Pectin und die verschiedenen Zuckerarten gehören; 2. die vegetabilischen Säuren, besonders Oxalsäure, Äpfelsäure, Weinsäure, Citronensäure zc., sowie die verschiedenen Gerbsäuren; 3. die Pflanzenfette, zu denen sowohl die verschiedenen fetten Öle, als auch die festeren Fette und das Wachs gehören; 4. die ätherischen Öle, als die riechenden Bestandteile der Pflanzen, deren es je nach Pflanzenarten eine große Anzahl giebt; 5. die Harze, nur auf gewisse Pflanzen beschränkte Stoffe, gleich dem daran sich schließenden Kautschuk; 6. die Glykoside, die in ziemlich großer Anzahl, aber meist auch je auf bestimmte Pflanzenarten beschränkt, vorkommen; 7. die bitteren Extraktivstoffe, von denen dasselbe gilt; 8. die Alkaloide, die

wirksamen Bestandteile der Giftpflanzen, von denen jede Art meist auch ihr eigenes Alkaloid enthält; 9. die Protein- oder Eiweißstoffe, allgemeine, wichtige Pflanzenbestandteile, die Hauptträger des Stickstoffs, den gleichnamigen Substanzen des Tierkörpers gleich oder verwandt, daher auch den Nährwert der Pflanzentrost für den tierischen Organismus bedingend; 10. die Amidoverbindungen, ebenfalls stickstoffhaltige und wohl in allen Pflanzen vorkommende Stoffe, besonders Asparagin, Leucin, Tyrosin; 11. die Fermente, von denen namentlich die Stärkeumbildenden (Diastase) weit verbreitet sind; 12. die Farbstoffe, die farbigen Bestandteile der Pflanzen, eine große Anzahl sehr mannigfaltiger Verbindungen, von denen aber nur wenige weitere Verbreitung im Pflanzenreiche haben, wie vor allen das Chlorophyll, sowie auch Anthocyan und Anthoganthin, während gewisse Farbstoffe nur auf die Algen beschränkt sind, und außerdem eine große Anzahl existiert, die nur in der Wurzel, Rinde oder dem Kernholze einer oder weniger Pflanzenarten vorkommen.

## 2. Abschnitt.

### Die Ernährung der Pflanze.

#### 1. Kapitel.

#### Die Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme.

In die Pflanze können nur Stoffe von tropfbarflüssiger oder gasförmiger Beschaffenheit gelangen; keinerlei feste Körper, selbst nicht in der feinsten pulverförmigen Verteilung können von ihr aufgenommen werden. Denn die Pflanze besteht aus lauter von Membranen vollständig umschlossenen, innig mit einander verwachsenen Zellen und grenzt sich gegen die Außenwelt hin durch die Membranen der mit einander zusammenhängenden Epidermiszellen ab. Die Zellmembranen sind aber nur für Flüssigkeiten und Gase durchlässig. Als Nahrung der Pflanzen können somit nur in Betracht kommen gasförmige Stoffe und von festen Körpern solche, welche im Wasser löslich sind oder von der Pflanze in den löslichen Zustand übergeführt worden sind. Im Folgenden werden wir die besonderen Einrichtungen an der Pflanze kennen lernen, welche zur Aufnahme dieser Nahrungsstoffe getroffen sind, sowie die Erscheinungen, unter denen die Nahrungsaufnahme geschieht.

#### I. Die Aufnahme gasförmiger Nahrungsstoffe.

Bei den Landpflanzen, wie überhaupt bei allen Gewächsen, wo gewisse Teile direkt mit der atmosphärischen Luft in Berührung sind, können diese Teile mit der Luft einen Gasaustausch unterhalten. Wir werden unten sehen, daß die grünen Pflanzen aus der Luft gasförmige Kohlensäure absorbieren und dafür Sauerstoffgas wieder zurückgeben und daß sie auch Stickstoffgas aus der Luft als Nahrung aufnehmen; auch werden wir eine Aushauchung von

Wasserdampf aus den Blättern kennen lernen. Der Pflanzenkörper ist nun so gebaut, daß er vollständig durchzogen ist von einem zusammenhängenden System feiner luftführender Kanälchen, die in der Epidermis in Form zahlloser offener Poren nach außen münden, eine Einrichtung, durch die es augenscheinlich erzielt wird, daß die Außenluft nach allen Punkten im Inneren der Pflanze ein- und von dort wieder austreten kann, ähnlich wie bei der tierischen Lunge. Diese luftführenden Kanälchen nennt man die Intercellulargänge. Sie entstehen dadurch, daß die Zellen mit ihren Nachbarzellen nicht vollständig sich berühren, sondern an ihren Ecken und Ranten enge, leere, nur mit Luft erfüllte Räume frei lassen, die deshalb eben von verschiedenen Seiten her an die Zelle angrenzen und alle unter sich im Zusammenhange stehen (Fig. 20, vergl. auch Fig. 1). Se

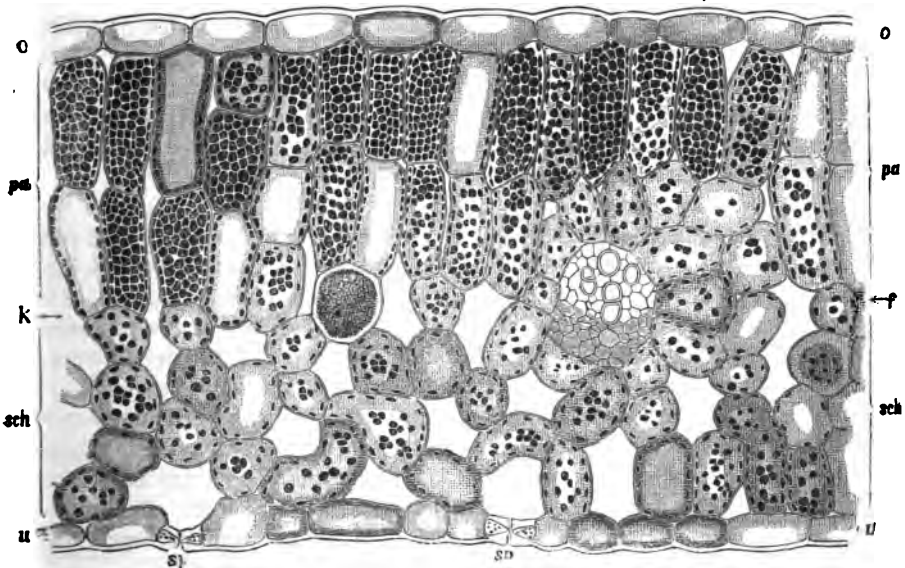


Fig. 20. Querschnitt durch das Blatt der Rübe (*Beta vulgaris*).

Überzogen von der Epidermis der Oberseite o und der Unterseite u, in welcher die Spaltöffnungen sp sp, befindet sich das grüne Gewebe oder Mesophyll, in der oberen Blatthälfte aus Palisadenzellen pa, in der unteren Hälfte aus Schwammparenchym sch bestehend; diese Zellen enthalten die Chlorophyllkörner und haben zwischen sich weite, nur mit Luft erfüllte Zwischenräume, die Intercellulargänge. Bei k im Innern des Mesophyll eine mit einer Kalkoxalat-Drüse erfüllte Zelle. Bei f einer der dünnen Fibrovasalstränge, welche die feinen Blattnerven darstellen.

(Frank u. Schirch, Wandtafeln VII.)

mehr die Zellen auseinander weichen, um so weiter werden diese Intercellulargänge. Namentlich in dem grünen Gewebe der Blätter, dem sogenannten

Mesophyll, sind dieselben sehr erweitert. Dieses Gewebe besteht nämlich aus rundlichen bis länglich schlauchförmigen Zellen, zwischen denen überall luftführende Gänge sich hinziehen. Nach der Unterseite des Blattes zu ändern diese Zellen gewöhnlich ihre Formen <sup>derart</sup>, daß sie mehr rundlich sind und nur an einzelnen Stellen unter sich zusammenhängen, so daß sehr weite lufthaltige Lücken zwischen ihnen entstehen, weshalb man diesen Teil des Mesophylls Schwammparenchym nennt (Fig. 20, sch). <sup>In der That</sup> kann man das grüne Blattgewebe mit einem von Luft durchzogenen Schwämme vergleichen; wenn man es im frischen Zustande unter Wasser zerquetscht, so entweichen daraus eine Menge Luftblasen. Von dem Blatte aus setzt sich das Intercellularsystem durch die Rippen, Blattstiele, durch den ganzen Stengel, selbst bis in die Wurzel fort; denn in allen diesen Teilen sind zwischen den Zellen der Rinde und des Markes, wenn auch verhältnismäßig enge Intercellulargänge vorhanden. Ungewöhnlich weite luftführende Intercellularräume finden wir in allen Organen der Wasser- und Sumpfpflanzen; dieselben sind hier so groß, daß um einen jeden dieser weiten Gänge eine ganze Anzahl von Zellen sich gruppiert. Der Zweck des Intercellularsystems ist also augenscheinlich der, daß möglichst jeder Zelle im Innern des Pflanzentörpers atmosphärische Luft zugeleitet werde. Die oben erwähnten zahllosen Poren, durch welche nun dieses Durchlüftungssystem der Pflanze nach außen geöffnet ist, sind die sogenannten Spaltöffnungen (stomata). Es sind besondere Organe der Epidermis. Die letztere ist die aus einer einzigen Schicht von Zellen gebildete Oberhaut der Pflanze (Fig. 20). Die eigentlichen Epidermiszellen schließen lückenlos und fest aneinander an, wie man beim Anblick eines Stückes abgezogener Oberhaut von außen sofort erkennt. Die Spaltöffnungen aber liegen an vielen Punkten zerstreut zwischen den Epidermiszellen. Eine jede besteht aus zwei meist ziemlich kleinen halbrunden oder halbmondförmigen Zellen, den beiden Schließzellen (Fig. 21), welche so nebeneinander liegen, daß zwischen ihnen eine schmale längliche Spalte frei bleibt; an den übrigen Seiten sind die Schließzellen innig mit den benachbarten Epidermiszellen verbunden. Unter jeder Spaltöffnung befindet sich das erweiterte Ende eines Intercellularganges, die sogenannte Atemhöhle, deren Mündung nach außen eben die Spaltöffnung darstellt. Wir finden diese Organe hauptsächlich in der Epidermis derjenigen Pflanzenteile, welche eines lebhaften Gaswechsels bedürfen, also namentlich der Blätter (Fig. 22). Hier befinden sie sich immer nur über dem eigentlichen Mesophyll; derjenige Teil der Epidermis, welcher die Rippen und Nerven des Blattes bedeckt, ist frei von Spaltöffnungen. Auf großen breiten Blättern stehen diese Organe in den verschiedensten Stellungen, an schmalen Blättern, z. B. bei Gräsern und Getreide, sind sie reihenweise so geordnet, daß sie mit ihrer Spalte in der Längsrichtung des Blattes stehen. Viele Blätter haben die Spaltöffnungen nur auf der Unterseite, also über dem von den weitesten Intercellulargängen durchzogenen Schwammparenchym; bei anderen Pflanzen kommen auch auf der Oberseite dergleichen vor, doch ist dann

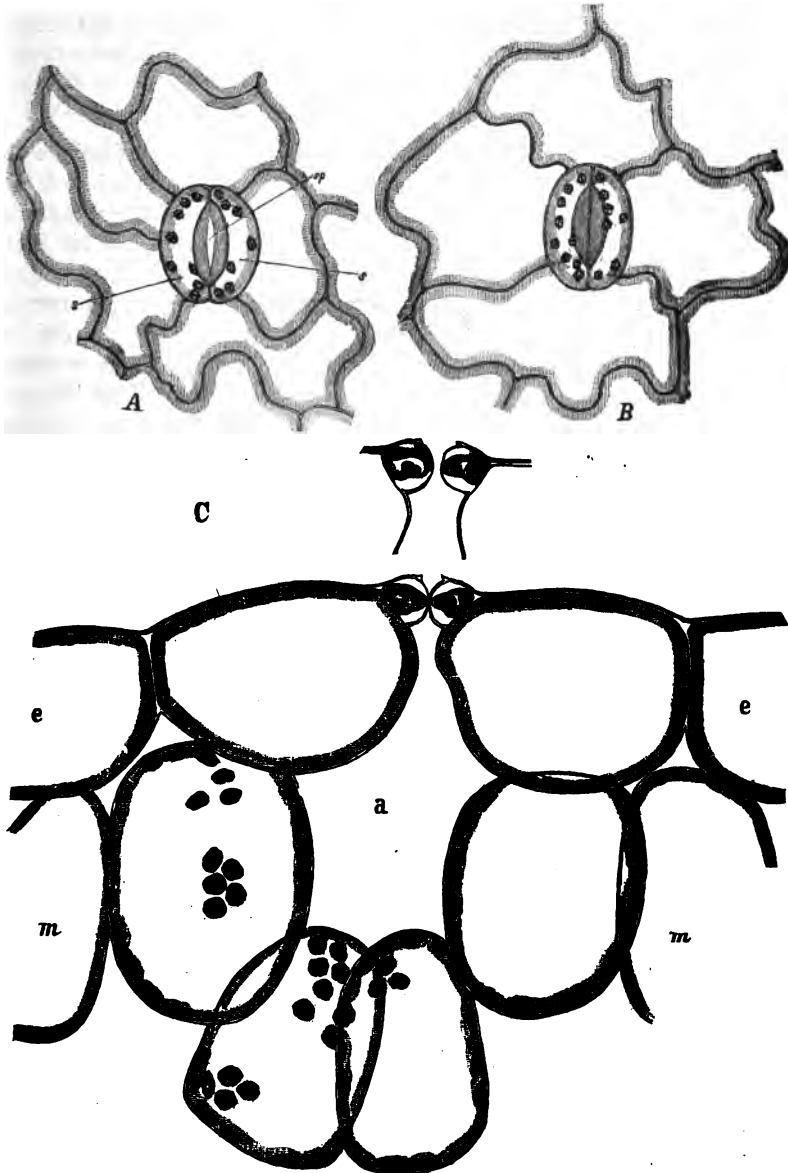


Fig. 21. Bau der Spaltöffnung.

A die aus den beiden Schließzellen gebildete Spaltöffnung in der Ansicht von der Oberfläche des Blattes aus, im geöffneten, B im geschlossenen Zustande. ss die beiden Schließzellen, sp die Spalte.

C in der Querschnittsansicht, mit den angrenzenden Epidermiszellen e und den darunter liegenden Mesophyllzellen m, mit der Atemhöhle a. Die Schließzellen sind geschlossen; in dem darüber gezeichneten Bilde sieht man sie in der Stellung, wo die Spalte geöffnet ist.

(Frank u. Lschirch, Wandtafeln XXV. u. XXVI.)

meist ihre Zahl auf der Unterseite größer. Umgekehrt besitzen die schwimmenden Blätter der Wasserpflanzen nur auf ihrer oberen, der Luft ausgesetzten Seite diese Organe. In der Epidermis der Stengel finden wir die Spaltöffnungen viel spärlicher, auf den Blumenblättern gar nicht oder sehr vereinzelt, während sie auf den Früchten in der Regel vorhanden sind. Die unterirdischen Pflanzenteile ermangeln derselben fast ausnahmslos. Die Zahl der Spaltöffnungen auf den Blättern pflegt bei den einzelnen Pflanzenarten eine ziemlich konstante Größe zu sein; bei den allermeisten Pflanzen schwankt diese Zahl pro 1 qmm der unteren Blattseite etwa zwischen 40 und 300, doch giebt es auch Pflanzen mit noch mehr Spaltöffnungen; beim Raps z. B. stellt sich diese Zahl auf 716. Dies alles weist darauf hin, daß hauptsächlich die grünen Blätter die Organe für den Gasaustausch und für die Aufnahme der gasförmigen Nährstoffe sind.

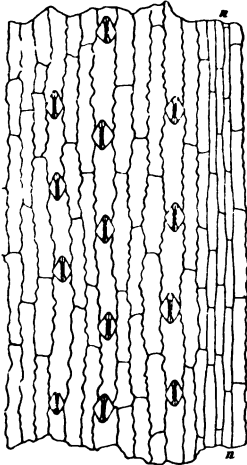
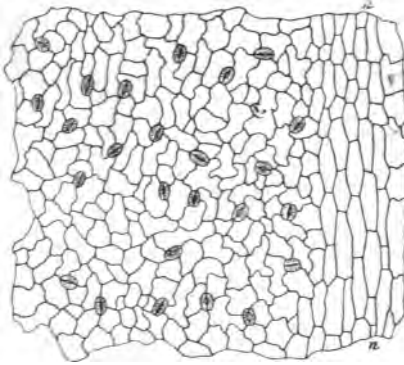


Fig. 22. Verteilung der Spaltöffnungen. Abgezogene Epidermistücke, oben vom Blatt der *Beta vulgaris*, unten vom Blatt der *Avena sativa*; dort stehen sie regellos zerstreut, hier in gerader Richtung in Reihen. Bei n n sind Nerven, wo die Epidermis keine Spaltöffnungen trägt. Schwach vergrößert.

(Frank u. Lschirch, Wandtafeln VIII.)

Zu der Funktion der Spaltöffnungen gehört ihre Fähigkeit, sich abwechselnd zu öffnen und zu schließen. Es beruht dies auf dem Turgor (S. 16) der Epidermiszellen und auf der Turgoränderung der Schließzellen. Die letzteren sind nämlich immer so zwischen ihren benachbarten Epidermiszellen befestigt, daß sie durch den Turgor der letzteren zusammengepreßt werden und ihre Spalte schließen, sobald sie selbst erschlafft, also ohne Turgor sind (vergl.

Fig. 21). Nun haben aber die Schließzellen die Fähigkeit, ihren Turgor abwechselnd zu vermindern und bedeutend zu erhöhen; es hängt dies wohl mit dem Umstande zusammen, daß dieselben Chlorophyllkörner, die fast stets Stärkeeinschlüsse besitzen, enthalten, Bestandteile, die sonst in den Epidermiszellen der Landpflanzen fehlen. Nimmt der Turgor der Schließzellen zu, so wirken sie dem Drucke der benachbarten Epidermiszellen entgegen. Da sie nun an beiden Enden fest aneinander gewachsen sind, so müssen sie dabei zur Seite ausweichen, indem sie sich so krümmen, daß die nach der Spalte gefehrte Wand konvex wird; dadurch aber öffnet sich eben die Spalte. Der Wechsel des Turgors der Schließzellen, welcher Öffnen und Schließen bewirkt, wird durch äußere Einflüsse bedingt. Unter allen Umständen sinkt bei zu geringer Bodenfeuchtigkeit der Turgor der Schließzellen, so daß die Spaltöffnungen sich schließen; es geschieht dies also beim Welkwerden und oft schon, bevor noch Welken bemerkbar ist. Augenscheinlich liegt darin ein Schutzmittel, um bei Gefahr von Trockenheit die Wasserverdunstung zu vermindern. Bei vielen Pflanzen schließen sich auch Nachts die Spaltöffnungen, bei vielen aber auch nicht; dieses Schließen ist wahrscheinlich nicht die unmittelbare Folge der Lichtentziehung, sondern des steigenden Turgors der Epidermiszellen, da es von vielen Zellen bekannt ist, daß ihr Turgor in der Dunkelheit steigt; denn man kann sogar im Lichte bei manchen Pflanzen durch wasserdampfgesättigte Atmosphäre den Spaltenschluß befördern. Am Tage sind bei genügender Bodenfeuchtigkeit und gewöhnlicher Luft die Spaltöffnungen geöffnet. Doch verengern sich bei einigen Pflanzen, auch bei genügendem Wasservorrat, im direkten Sonnenlichte die Spalten. Die capillare Verstopfung der Spaltöffnungen durch benetzendes Wasser sucht die Pflanze zu verhindern durch verschiedene Einrichtungen: durch die Stellung der Spaltöffnungen auf der unteren Blattseite, oder durch eine Wachsausscheidung der Epidermis (die beiden durch Wachstreifen hervorgebrachten weißen Streifen auf der Unterseite der Tannen-Nadeln tragen allein die Spaltöffnungen), oder durch einen Haarüberzug, der die Luft festhält. Übrigens verhindert schon die wachsartige Beschaffenheit, welche bei den meisten Pflanzen die Cuticula der Epidermis besitzt, einigermaßen das Benetztwerden; darum bleiben die Blätter oft, wenn man sie ins Wasser taucht, von einer dünnen silberglänzenden Luftschicht überzogen.

Die Baumzweige verlieren infolge ihres Dickerwerdens die Epidermis zeitig und ersetzen dieselbe durch einen Rorkmantel, das sogenannte Periderm, welches an und für sich für Luft kaum durchdringbar ist, aber in den sogenannten Lenticellen für Luft weglasse Poren besitzt. Das sind die dem bloßen Auge als kleine zerstreute braune Wäzchen auf der Oberfläche der Zweige sichtbaren Bildungen. Sie bestehen aus einer Wucherung von Rorkzellen, die hier jedoch nicht lückenlos verbunden sind, sondern, allerdings sehr enge luftführende Inter-cellulargänge zwischen sich lassen, die von außen bis in das Inter-cellularsystem der darunter liegenden Rinde führen. Nur im Winter ist häufig die Lenticelle geschlossen, indem eine Schicht ihrer Rorkzellen lückenlos aneinanderschließt,



während diese Zellen im Frühjahr auseinanderweichen und die Lenticelle wieder für Luft wegsam machen.

Wie leicht die Luft die Spaltöffnungen, beziehentlich die Lenticellen passieren und durch das Intercellularsystem in der Pflanze circulieren kann, lehrt folgender Versuch. Man kittet einen abgeschnittenen, mit Blättern besetzten Stengel oder ein einziges großes Blatt z. B. vom Kohl mit der Schnittstelle ins untere Ende einer Glasröhre ein und bedeckt darin die Schnittstelle mit einer Schicht Wasser. Saugt man am oberen Ende der Glasröhre mittelst einer Pumpe, so perlt ein ununterbrochener Strom zahlloser Luftbläschen aus der Schnittfläche, und zwar tagelang, so lange als das Objekt frisch bleibt. Nimmt man zu diesem Versuche ein beiderseits abgeschnittenes Stück Baumzweig und verschmiert die Schnittfläche des auswendig bleibenden Endes, so treten aus der Rinde der innen befindlichen Schnittfläche die Luftblasen hervor, zum Beweise daß dieses Gewebe durch die Lenticellen von außen Luft aufnimmt. Sind die Spaltöffnungen durch Wasser kapillar verstopft, so bedarf es eines viel höheren Druckes, um Luft durch das Blatt zu saugen.

Aus den Intercellulargängen kann Luft in jede angrenzende Zelle gelangen, allerdings nicht in gasförmigem Aggregatzustande, da wir in keiner lebenden Zelle Luftblasen finden, sondern absorbiert, aufgelöst in dem Wasser, welches jede Zellmembran imbibiert enthält (S. 10) und welches im Protoplasma und im Zellsaft vorhanden ist. Ebenso erscheinen die aus einer Zelle ausgeschiedenen Gase, wie Sauerstoff und Wasserdampf, erst an der äußeren Oberfläche der Zellmembran in Gasform. Darum werden unzweifelhaft auch durch die Epidermis direkt Gase aus der Außenluft absorbiert und umgekehrt aus der Pflanze in die Luft ausgeschieden; am meisten sorgen allerdings die zahlreichen Spaltöffnungen für die Luftzu- und Abfuhr der im Innern befindlichen Pflanzenzellen.

## II. Die Aufnahme und die Bewegung von Wasser und wasserlöslichen Nährstoffen.

### 1. Die Organe zur Aufnahme.

Die von Natur zur Aufnahme von Feuchtigkeit vornehmlich bestimmten Organe müssen selbstverständlich dort gesucht werden, wo diese Art Nahrung hauptsächlich zu finden ist: bei den Landpflanzen im Erdboden, bei den Wasserpflanzen im Wasser und im Schlamm auf dem Grunde der Gewässer. Denn es handelt sich hier nicht nur um das bloße Wasser, sondern um alle die wichtigen festen Nahrungsstoffe, welche die Pflanze nur im Erdboden findet und aus diesem im gelösten Zustande mit dem Wasser zusammen auffaugen muß.

Bei den Wasserpflanzen sind sämtliche von Natur im Wasser befindlichen Teile fähig, durch ihre Epidermis Wasser und die darin gelösten Nährstoffe aufzunehmen. Manche Wasserpflanzen schwimmen überhaupt frei im Wasser, wie die Algen und unter den Phanerogamen die Wasserlinsen, die Hydrocharis und manche andere, bei denen die Wurzeln ganz frei im Wasser

hängen, wo also die Nahrung nur aus dem letzteren genommen werden kann. Bei vielen Wasserpflanzen dringen jedoch die Wurzeln in den Schlamm auf dem Grunde ein und verhalten sich hier wie die Wurzeln der Landpflanzen.

Die Landpflanzen sind behufs Aufnahme der Feuchtigkeit und der nur im Erdboden befindlichen Nährstoffe natürlicher Weise auf ihre in der Erde wachsenden Organe angewiesen. Auch diejenigen Pflanzen, welche andere Substrate als Erdboden bewohnen, dringen immer in dieselben mit besonderen Organen ein, welche die Nahrung daselbst aufzunehmen befähigt sind. So ist bei den Pilzen, welche faulende Substanzen oder als Parasiten die lebenden Körper von Pflanzen oder Tieren bewohnen, immer auf oder in diesen Substraten als Nahrung auffaugendes Organ das Mycelium zu finden, dessen Organisation wir unten näher kennen lernen werden. Die Moose und Flechten, die oft auf Baumrinden, Holzwerk, kahlem Gestein zc. wachsen, heften sich an ihrer Unterlage durch ihre Wurzelhaare (Rhizinen) fest, welche den gleichnamigen Organen an den Wurzeln der höheren Pflanzen in der Hauptsache entsprechen. Bei den eigentlichen höheren Landpflanzen, zu denen also unsere Kulturpflanzen gehören, sind nun aber keineswegs alle Organe, die sich unter der Erde befinden, zur Aufsaugung der Nahrung geschikt. Alle diejenigen derselben, deren Oberfläche mit einer Rorkhaut überzogen ist, müssen hiervon ausgenommen werden, weil durch ein aus Rorkzellen bestehendes Gewebe nachweislich Wasser außerordentlich schwer durchdringen kann. Dies betrifft also bei den Holzpflanzen alle einigermaßen dickeren Wurzeln, weil diese einen aus Rork oder Rorke bestehenden Überzug, ähnlich wie der Stamm und die Aeste, besitzen; bei den perennierenden Kräutern finden wir das gleiche an den Wurzelstöcken und an den älteren dicken Hauptwurzeln, die wie beim Klee, der Luzerne, Esparsette, bei den Lathyrus-Arten, beim Rummel zc. von einer dünnen Rorkhaut überzogen sind; dasselbe gilt von den Knollen der Kartoffel, deren Schale ebenfalls eine Rorkhaut ist, und ebenso von den Zwiebeln, deren trockene Außenschalen für Wasser nicht durchlässig sind. Alle genannten unterirdischen Organe kommen also für die Ernährung nicht in Betracht, und es bleiben somit bei allen Holz- und perennierenden Pflanzen nur die feineren Wurzelsfasern, die man auch die Saugwurzeln nennt, als nahrungsaufnehmende Organe übrig, während bei den einjährigen Pflanzen eigentlich sämtliche Wurzeln, allenfalls die dickeren Teile der Pfahlwurzel, wo eine solche vorhanden ist, abgerechnet, wie Saugwurzeln organisiert sind.

Als Saugwurzel kann man alle diejenigen dünnen Wurzelgebilde bezeichnen, welche noch im Besitze ihrer Epidermis sind, d. h. wo die letztere noch nicht, wie es an den älteren Wurzelorganen eintritt, samt der äußeren Wurzelrinde abgestoßen und durch eine Rorkhaut ersetzt ist. Die Wurzelepidermis ist nämlich als das direkt auffaugende Organ der Pflanze zu betrachten. Die Saugwurzel nimmt in ihrer ganzen Länge an jedem Punkte ihrer Oberfläche Feuchtigkeit und Nährstoffe aus dem Boden auf; nur ihre äußerste Spitze,

soweit sie aus dem Vegetationspunkte (S. 33) besteht, ist an dieser Thätigkeit noch nicht theilhaftig, wie man z. B. schon daraus sehen kann, daß Pflanzen, die man nur mit den Spitzen ihrer Wurzeln in Wasser eintauchen läßt, schnell verwelken. Ein Stück hinter der Spitze aber ist die Wurzelepidermis schon fertig und funktionsfähig ausgebildet. Sie besitzt eine Anzahl Eigenschaften, die mit ihrer wichtigen Rolle in nächster Beziehung stehen. Die Zellen der Wurzelepidermis schließen lückenlos aneinander; Spaltöffnungen fehlen; die Membranen dieser Zellen sind verhältnismäßig sehr dünnwandig und für Wasser sehr leicht durchbringbar; das Innere der Zelle ist nur von einer dünnen, einen Zellkern enthaltenden, Protoplasmaschicht ausgekleidet und besteht im übrigen aus reinem klarem Zellsaft ohne weitere Inhaltsbestandteile, also hauptsächlich aus Wasser. Nach innen zu grenzen die Epidermiszellen an die ebenfalls saftreichen Rindezellen der Wurzel, denen also das von der Epidermis Aufgesogene zunächst zugeführt werden kann. Bei den meisten Pflanzen sind die Epidermiszellen der Wurzel in haarförmige Gebilde, die sogenannten Wurzelhaare, ausgewachsen (Fig. 23). Wenn man eine in der Erde entstandene Wurzel sorgfältig von den ihr anhängenden Bodenfeilchen reinigt oder eine Wurzel in Wasser oder in feuchter Luft wachsen läßt, so sieht man, daß sie ringsum ganz dicht mit zahllosen feinen Härchen bedeckt ist, welche nicht selten an Länge den Durchmesser der Wurzel weit überrreffen. Fast jede Epidermiszelle ist nämlich ungefähr in der Mitte ihrer Außenwand zu einem schlauchförmigen Fortsatz ausgetrieben, welcher vom Innern der Epidermiszelle durch nichts getrennt ist; der Saft Raum der letzteren ist und bleibt eins mit dem des Wurzelhaares und auch die dünne wandständige Plasmaschicht setzt sich kontinuierlich in das Wurzelhaar fort. Letzteres verlängert sich durch Wachstum an seiner Spitze; darum ist dort das Plasma am reichlichsten und auch der Zellkern in der Nähe der Spitze gelegen. Am jungen Wurzelende, wo der Vegetationspunkt sich befindet, sind noch keine Wurzelhaare vorhanden; aber schon wenig dahinter beginnen sie, zunächst noch ganz kurz, und es folgen dann schrittweise immer längere, bis sehr schnell die größte Länge erreicht ist. Durch diese in außerordentlicher Menge in den rings um den Wurzelkörper liegenden Boden ein Stück weit hineinwachsenden Haare wird offenbar die auffaugende Oberfläche der Wurzel um ein ungeheures vergrößert, eben weil jedes Haar an allen Punkten seiner Oberfläche ebenfalls aufzufaugen vermag, und wir müssen somit die Wurzelhaare als die am meisten bei der Aufsaugung beteiligten Organe betrachten. Daher rührt es, daß nach jedem Uerpflanzen in der Regel ein Welkwerden der Pflanze eintritt, weil beim Herausnehmen aus dem Boden die zarten Wurzelhaare größtenteils abgerissen werden; die Wurzeln führen erst dann wieder der Pflanze genügendes Wasser zu, wenn sie sich um ein neues Stück verlängert haben, und an demselben frische Wurzelhaare entstanden sind. Die Wurzelhaare zeigen die bemerkenswerte Erscheinung, daß sie mit den festen Teilchen, aus denen der Erdboden besteht, in einen innigen Konner treten: nicht nur, daß sie sich in den verschiedenartigsten Krümmungen

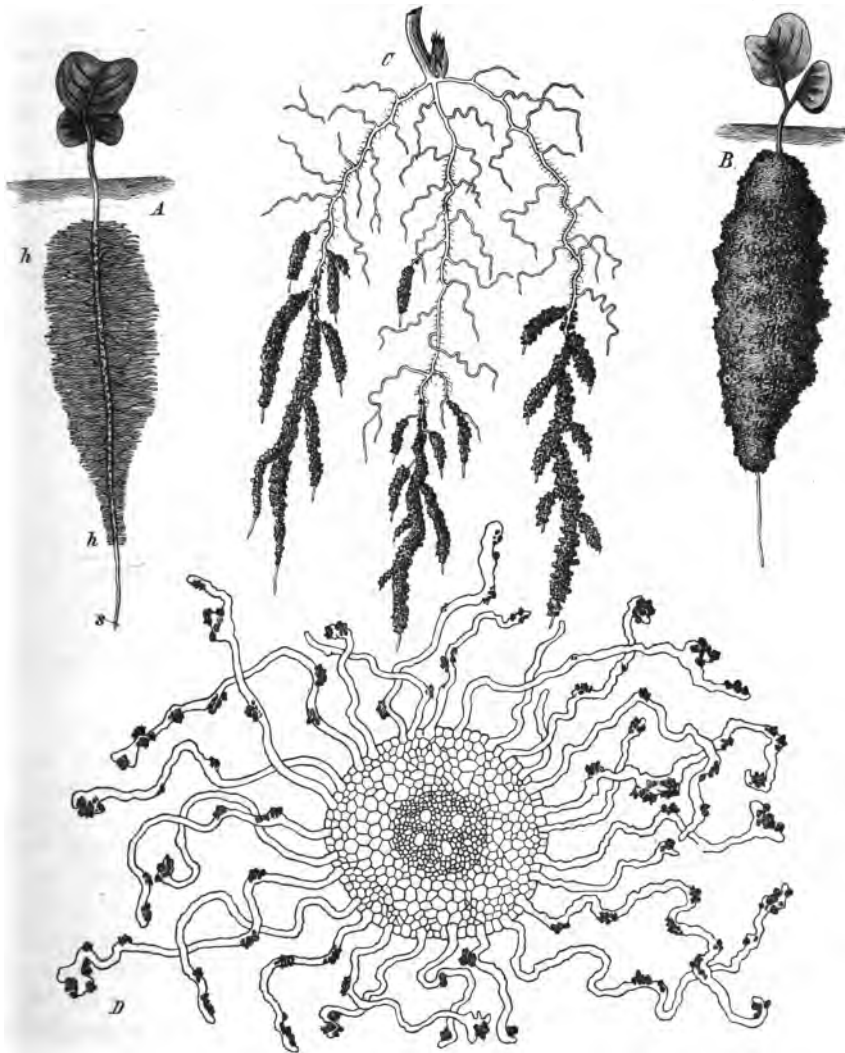


Fig. 23. Die Wurzel mit den Wurzelhaaren.

A. Keimpflanze vom Raps mit den Wurzelhaaren h h an der Hauptwurzel. Dieselben werden nach der Wurzelspitze hin immer jünger und kürzer und hören endlich auf; das Stück von h bis s ist noch ohne Wurzelhaare.

B. Dieselbe Keimpflanze mit dem durch die Wurzelhaare festgehaltenen Kösschen von Bodenteilchen, welche die Wurzel dicht einhüllen.

Franz, Pflanzenphysiologie.

C. Wurzeln einer Getreidepflanze, die jüngeren Wurzelzweige ebenfalls mit der durch die Wurzelhaare festgehaltenen Bodenumhüllung.

D. Querschnitt einer Wurzel mit ihren aus der Epidermis entspringenden Wurzelhaaren, deren Verwachsung mit Bodenteilchen deutlich sichtbar ist; an den betreffenden Stellen ist das Wurzelhaar gewöhnlich mehr oder weniger angeschwollen, legt sich mit breiteren Flächen den Bodenpartikeln an oder umklammert sie.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln II.)

durch die kleinsten Lücken des Bodens hindurchdrängen, sondern sie gehen sogar an vielen Punkten mit feinen Bodenpartikeln eine feste Verwachsung ein, die letzteren scheinen der Membran des Haares fest aufgeklebt und nicht selten umfaßt das Haar durch eine Verbreiterung, in die es anschwillt, ein Bodenpartikelchen von möglichst vielen Seiten (Fig. 23 D). Diese organische Verwachsung kommt dadurch zustande, daß die äußerste Membranschicht des Haares eine galleriartig aufgequollene Masse darstellt, in welche diese Partikelchen gleichsam eingeleimt sind. Wie fest die Wurzelhaare diese Teilchen an sich tragen, sieht man daraus, daß beim vorsichtigen Ausheben der Wurzeln aus dem Boden dieselben in dem ganzen Bereiche, wo sie mit Wurzelhaaren besetzt sind, von einem dicken Häuschen von Erde umhüllt bleiben (Fig. 23 B u. C). Diese denkbar innigste Vereinigung zwischen der Membran der Wurzelhaare und der Substanz des Erdbodens ist jedenfalls von großer Bedeutung bei der Erwerbung der Nährstoffe aus dem Boden und dürfte auch die unten zu besprechenden verschiedenen Kräfte erklären, welche die Wurzeln dem Erdboden gegenüber an den Tag legen. Wurzelhaare sind fast bei allen in gewöhnlicher Weise selbständig sich ernährenden Landpflanzen vorhanden; doch fehlen sie z. B. bei den meisten Zwiebelgewächsen.

Die Art, wie die Gesamtheit der Saugwurzeln an jeder Pflanze arrangiert ist, zeigt etwas Planmäßiges, das auf genügende Versorgung der Pflanze und auf möglichste Ausnutzung des Bodens berechnet erscheint. Leguminosen, Cruciferen, Umbelliferen und viele andere Dicotylen besitzen eine einzige Hauptwurzel, die sogenannte Pfahlwurzel. Dieselbe, vertikal abwärts wachsend, erschließt die verschiedenen Tiefen des Bodens; in absteigender Folge entstehen an ihr die Seitenwurzeln, welche in horizontaler oder schief abwärts gehender Richtung die umliegenden Teile des Bodens in den einzelnen Tiefen ebenfalls ausnutzen und zwar ringsum gleich, weil die Seitenwurzeln regelmäßig in 2, 3 oder 4 gleich weit von einander abstehenden Längsreihen aus der Pfahlwurzel entspringen. Beim Getreide und andern Gramineen, sowie bei vielen dicotylen Kräutern haben wir sogenannte Büschelwurzeln, welche aus dem im Boden befindlichen unteren Stengelenke in Mehrzahl entspringen und in den Boden hinabsteigen, dabei entweder unverzweigt bleiben oder erst mit den eigentlichen feinen Saugwurzeln besetzt sind und also eigentlich eine Mehrzahl von Hauptwurzeln darstellen. Bei denjenigen Pflanzen, welche mit horizontalen Stengeltrieben, sogenannten Ausläufern, auf oder im Boden mehr oder weniger weit hinkriechen (Erdbeere, Kartoffel, Quecke) treiben diese Ausläufer an von einander in gewissen Abständen liegenden Punkten,

nämlich an den Anheftungsstellen ihrer Blattgebilde, je eine Anzahl Nebenwurzeln; es wird hier also jedes Stück des Ausläufers samt allen daran befindlichen oberirdischen Organen durch eigene Bewurzelung ernährt, weshalb diese Ausläuferstücke sich als selbständige Individuen absondern können. Bei den Bäumen finden wir in den ersten Lebensjahren eine ähnliche Wurzelbildung wie bei den dicotylen Kräutern. Wenn die anfangs dünnen Wurzeln später an Dicks immer mehr zunehmen, stoßen sie die feinen Saugwurzeln, die sie trugen, ab; dafür aber sind neue Streichwurzeln in weitere Entfernungen entsendet und diese haben wieder eine um so größere Anzahl neuer Saugwurzeln erzeugt, durch die in immer weiterem Umkreise um den Baum der Boden ausgenutzt wird.

Die Möglichkeit, daß auch oberirdische Pflanzenteile, namentlich Blätter, tropfbarflüssiges Wasser auffaugen, wenn sie davon benetzt sind, ist zuzugeben. Wenn man z. B. einen abgeschnittenen beblätterten Baumzweig statt mit der Schnittfläche nur mit einem Teil seiner Blätter in Wasser getaucht stehen läßt, so bleiben die an der Luft befindlichen Blätter ungewelkt. Indessen ist die Benetzbarkeit vieler Blätter durch Regen oder Tau eine beschränkte, indem wegen der fettartigen Beschaffenheit oder des wachsartigen Überzuges der Cuticula das Wasser von derselben abrinnt und sich höchstens auf den durch die Rippen und Nerven gebildeten, leichter benetzbaren Vertiefungen der Oberseite des Blattes oder an den Gelenken der Blattbasis erhält. Daß, wenn in solchem Wasser Stoffe gelöst sind, z. B. Nitrat oder Ammoniaksalz, solche mitaufgenommen werden, ist nachgewiesen. Das in den Blatttrögen der Kardenspflanze sich ansammelnde Regenwasser kann von der Pflanze aufgesogen und dem darüberstehenden Stengelstücke zugeführt werden.

## 2. Die Vorgänge bei der Aufsaugung.

Jede Aufnahme von Wasser und wasserlöslichen Stoffen in die Pflanze ist gleichbedeutend mit einem Eindringen derselben durch die geschlossene Zellmembran in das Innere der Epidermiszelle. Insofern fällt der ganze Proceß unter die Erscheinung der Diosmose (S. 16). Allein die Wurzel entfaltet dabei auch noch besondere Kräfte, die sich nicht auf die bloße physikalische Diosmose zurückführen lassen.

Wie wir oben, bei den Gesetzen der Diosmose kennen gelernt haben, kann man sich aus dem ungleichen Verbrauch der verschiedenen aufgenommenen Nährstoffe in der Pflanze hinreichend erklären, warum dieselben in ungleichen und in anderen relativen Mengenverhältnissen in die Pflanze eintreten, als sie derselben von außen geboten sind, mit anderen Worten, daß die Pflanze dabei ein Wahlvermögen an den Tag legt. In klar erkennbarer Weise macht sich das geltend, wenn man die Pflanzen statt in Erde in Nährstofflösungen wachsen läßt, d. h. in Wasser, in welchem gewisse Salze aufgelöst sind. Aus der Zusammensetzung der Lösung, die dabei zurückbleibt, sieht man nun, daß die Pflanze die Bestandteile derselben in anderen Mengenverhältnissen aufgenommen hat. Das zeigt sich

erstens in dem Verhältnis zwischen Wasser und Gelöstem überhaupt. Hat man die Lösung nicht sehr verdünnt gemacht, so nimmt die Pflanze relativ mehr Wasser als feste Teile auf oder, wie man es auch ausdrücken kann, sie zerlegt die Lösung in eine verdünntere und in eine concentrirtere, nimmt die erstere auf und läßt die letztere zurück. Das ist die einfache Folge des starken Wasserverbrauchs, den die Pflanze in Folge der Transpiration ihrer in der Luft befindlichen Teile hat. Für die meisten Landpflanzen mit lebhafter Verbunstung ist etwa eine Concentration der Nährstofflösung von 1—5 pro mille dem wirklichen relativen Bedürfnis an Wasser und an fester Substanz entsprechend; je näher man das wahre Verhältnis trifft, um so mehr sieht man die Flüssigkeit in gleichbleibender Concentration von der Pflanze verbraucht werden. Das Verhältnis bei der Aufnahme kann sich aber auch umkehren, wenn das Bedürfnis an Wasser im Verhältnis zum Gelösten geringer ist; also entweder wenn man der Pflanze eine noch viel verdünntere Lösung darbietet, oder aber wenn der Wasserverbrauch der Pflanze, mit anderen Worten ihre Transpiration, sehr vermindert wird, also beim Wachsen in dampfgesättigter Luft, oder bei den untergetaucht wachsenden Wasserpflanzen. Aber auch in dem Verhältnis der gelösten Stoffe untereinander macht die Pflanze ihr Wahlvermögen geltend, und zwar legt darin jede Pflanzenart ihr besonderes Verlangen an den Tag. Probiert man zunächst bei einer und derselben Pflanzenart verschiedene Salze, die man ihr in einer jeweils gleich concentrirten Lösung darbietet oder die man in gleichen Mengen zusammen auflöst und gleichzeitig verabreicht, so nimmt sie ungleiche Mengen dieser Salze auf. So nehmen aus einer Lösung von gleichen Teilen Kaliumnitrat und Chlornatrium z. B. *Mercurialis annua* und *Chenopodium viride* viel von dem ersteren und wenig von dem letzteren auf, während *Satureja* und *Lycopersicum* das Umgekehrte thun. Sehr schlagend tritt diese Thatsache auch in dem Umstande hervor, daß die auf einem und demselben Boden wachsenden verschiedenartigen Pflanzen eine sehr ungleiche Zusammensetzung ihrer Asche zeigen, die für die einzelnen Pflanzenarten charakteristisch ist, indem bei den einen dieser, bei den andern jener Aschenbestandteil in vorwiegender Menge auftritt; so giebt es z. B. kieselreiche und kieselarme, kalkreiche und kalkarme Pflanzenspecies, die diese Eigenschaften zeigen, auch wenn sie nebeneinander auf demselben Boden wachsen. Manche Pflanzen haben die Eigentümlichkeit, gewisse Stoffe, auch wenn dieselben in überaus spärlicher Menge vorhanden sind, nach und nach in sich anzuhäufen, wie z. B. die Meerpflanzen das im Meerwasser in geringen Spuren vorhandene Jod, welches in diesen Pflanzen so reichlich enthalten ist, daß man es aus ihrer Asche gewinnt. Alles dieses läßt sich aus den Gesetzen der Diösmose ableiten, wenn man annimmt, daß die eine Pflanze von diesem, die andere von jenem Stoffe eine besonders große Verwendung zu machen pflegt, wenn uns auch die Art der Verwendung noch nicht überall erkennbar und verständlich erscheint. Die charakteristische Zusammensetzung der Asche der einzelnen Pflanzenarten ändert sich aber doch einigermaßen mit der Veränderung der Bodenarten, wenn

man z. B. eine und dieselbe Pflanze auf kalkreichem Kalkboden und auf kalkarmem und kalkreicherem Thonboden vergleicht. So enthielten z. B. in Prozenten der Asche

		Kalk	Kali
Brassica napus	{ auf Kalkboden	43,60	12,34
	{ auf Thonboden	19,48	25,42
Trifolium pratense	{ auf Kalkboden	43,32	9,60
	{ auf Thonboden	29,72	27,20.

Eine solche teilweise Vertretung eines Metalles durch ein anderes bei der Aufnahme der Nahrung hat nichts auffallendes, sobald man bedenkt, daß die als wichtige Nahrungsmittel von der Pflanze begehrten Säuren, wie Salpetersäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure, welche ja nur in Form von Salzen in die Pflanze gelangen können, je nach den Bodenarten bald mehr an Kalk, bald mehr an Kali gebunden vorhanden sind. Es ist also überhaupt sehr wohl begreiflich, daß von einer salartigen Verbindung nur der eine Bestandteil einem wirklichen Lebenszweck in der Pflanze genügt, der andere aber auch mit aufgenommen und dann in der Pflanze irgendwo angehäuft werden muß, nicht weil er gerade gebraucht wird, sondern weil der andere wirklich begehrte nur in Verbindung mit ihm in die Pflanze eingeführt werden kann. Denn eine Wiederauscheidung eines nicht weiter brauchbaren mineralischen Stoffes aus der Pflanze findet, von untergeordneten Erscheinungen dieser Art, die wir unten bei der Stoffbildung besprechen werden, abgesehen, nicht statt.

Nicht aus der Diösmose, sondern nur aus gewissen besonderen Kräften der lebenden Wurzelzellen sind folgende Erscheinungen der Nährstoffaufnahme zu erklären, die wir bei den Landpflanzen beobachten. Die Wurzel überwindet erstens die wasserhaltende Kraft des Erdbodens. Man versteht darunter die Fähigkeit des letzteren, sein Wasser mit solcher Kraft festzuhalten, das dasselbe weder durch sein eigenes Gewicht dem Boden entflieht, noch auch durch Druck daraus entfernt werden kann. Aber die Pflanze entreißt dem Erdboden einen Teil des so festgehaltenen Wassers, wie wir daraus erkennen, daß die Pflanzen, die ja fortwährend an der Luft transpirieren, noch immer frisch bleiben selbst auf einem Boden, der schon den Eindruck von ziemlicher Trockenheit macht. Je mehr der Boden allmählig Wasser verliert, desto fester hält er die letzten Feuchtigkeitsreste zurück; und diesen Kräften gegenüber erreicht endlich auch die Kraft der Wurzelauflösung ihre Grenze; man erkennt das am Wellwerden der Pflanze. Bei der Tabakpflanze z. B. tritt das ein in Gartenerde, wenn diese noch 12 pCt., in Lehmboden, wenn dieser noch 8 pCt., in grobkörnigem Sand, wenn dieser noch 1,5 pCt. des Trockengewichtes an Wasser enthält. Einwirkungen, welche die Lebensthätigkeit überhaupt ungünstig beeinflussen, schwächen auch diese Kraft der Wurzeln. So ist dies z. B. der Fall, wenn man dem Boden und den Wurzeln Sauerstoff entzieht. Auch Temperaturerniedrigung kann diese Folge haben; für Tabak und Kürbis ist schon bei einer



Abkühlung des Bodens auf  $+ 3,7$  bis  $5^{\circ}$  C. die Wurzelthätigkeit so schwach, daß die Pflanzen zu welken beginnen, auch wenn der Boden reichlich Wasser enthält; *Brassica*-Arten dagegen saugen noch immer genügend auf selbst bei  $0^{\circ}$ . Zweitens besiegt die Wurzel auch die Absorptionskräfte des Bodens, d. h. die Fähigkeit des letzteren, im Wasser gelöste Stoffe so festzuhalten, daß dieselben in dem Wasser, wenn es den Boden passiert hat, nicht mehr vorhanden sind. Es bezieht sich dies besonders auf gewisse organische Substanzen, namentlich auf die gelösten Bestandteile der Sauche, der Kloakenwässer zc., ferner auf Ammoniak, Kali, Natron, Kalk, Magnesia, Phosphorsäure, während salpetersaure und schwefelsaure Salze so gut wie garnicht vom Erdboden absorbiert werden. Die Pflanze würde jene wichtigen Nährstoffe nicht erwerben können, wenn sie eben dieselben nicht den Absorptionskräften des Bodens zu entreißen vermöchte. Endlich drittens kommt der lebenden Wurzel auch eine auflösende oder aufschließende Kraft zu gegenüber gewissen unlöslichen festen Bestandteilen des Bodens. Man kann dies z. B. dadurch sehr anschaulich machen, daß man auf einer blankpolierten Marmorplatte, welche mit Erde, in der Pflanzen wachsen, bedeckt ist, die Wurzeln sich ausbreiten läßt; der Marmor erscheint dann nach einiger Zeit an den Stellen, wo ihn die Wurzeln und Wurzelhaare berührten, wie geätzt, zeigt also dem Wurzellaufe folgende Corrosionsbilder. Hiermit hängt auch die Thatsache zusammen, daß felsiger Untergrund von Pflanzenwurzeln teilweise aufgelöst und durchlöchert wird. Wahrscheinlich können verschiedenartige unlösliche mineralische Stoffe auf diese Weise von der Pflanzenwurzel aufgeschlossen werden, und vielleicht erstreckt sich dies auch auf gewisse organische feste Stoffe, wie sie unter anderem im Humus enthalten sind. Diese Fähigkeit erklärt sich durch die Wurzelabscheidungen. Die Wurzel haucht zwar wie alle athmenden Pflanzenteile Kohlenensäure aus; sie scheidet aber auch noch eine nicht flüchtige, wahrscheinlich organische Säure ab, welche aus den Epidermiszellen durch die Membranen nach außen diffundiert; denn man kann sie durch Rotwerden von blauem Lackmuspapier nachweisen, wenn die Wurzeln zwischen solchem wachsen; ihr ist offenbar die auflösende Wirkung der lebenden Wurzel zuzuschreiben. Noch weit vielseitiger tritt die Fähigkeit, feste Stoffe aufzulösen, bei den zur Nahrungsaufnahme bestimmten Myceliumfäden vieler Pilze hervor, denn diese durchbohren z. B. die festen Zellmembranen des Holzes nach allen Richtungen, zerfressen Stärkemehlkörner, zertrümmern die festen Ueberreste von Pflanzenteilen im Humus zc. und bringen, soweit sie zu den Parasiten gehören, durch Zellmembranen lebender Pflanzen oder durch Hartgebilde des tierischen Körpers. Wir sehen also, daß es nicht bloß die in Wasser löslichen Bestandteile des Erdbodens sind, welchen ein Nährwert für die Pflanze zukommt, sondern daß die letztere durch ihre Wurzelabscheidung feste Gemengteile des Bodens sich selbst aufzuschließen und dadurch aufnehmbar zu machen vermag. Die oben beschriebene Verwachsung der Wurzelhaare mit den feinen festen Teilchen des Erdbodens mag wohl eine Bedeutung haben bei der Ent-

faltung aller der soeben erwähnten besonderen Kräfte der Wurzeln der Landpflanzen.

### 3. Die Transpiration.

Bei allen Pflanzen, welche mit gewissen Teilen sich an der Luft befinden, also namentlich bei den sämtlichen Landpflanzen, findet durch diese Teile eine beständige Abgabe von dampfförmigem Wasser an die Luft, also eine Verdunstung statt. Das Wasser, welches die Pflanze auf diesem Wege verliert, wird ihr durch die aufsaugenden Wurzeln aus dem Boden wieder ersetzt. Bei lebhafter Transpiration wird daher das Wasser in der Pflanze immer rasch erneuert, und wenn dabei die Wasserzufuhr versiegt oder ungenügend ist, so wird der Pflanzentkörper fortbauernnd an Wasser ärmer, wie sich an dem Welkwerden der Pflanzen bemerkbar macht, wenn man sie von der Wurzel abgeschnitten hat oder wenn die Wurzeln sich in einem sehr trockenen Boden befinden.

Die Größe der Verdunstung einer Pflanze kann man auf verschiedene Weise messen, entweder durch wiederholtes Wägen der abgeschnittenen Pflanze oder durch Wägen der in einem Blumentopf eingewurzelten Pflanze, wenn dabei der ganze Topf nebst Inhalt durch eine passende Umhüllung an der eigenen Verdunstung gehindert ist, oder durch die allmähliche Abnahme des Wasservolums, in welches eine transpirierende Pflanze eintaucht, oder endlich durch die Gewichtszunahme von Chlorcalcium, welches man zusammen mit dem transpirierenden Pflanzenteil unter eine luftdichtschließende Glocke gebracht hat.

Die Verdunstung geschieht hauptsächlich durch die Blätter, überhaupt durch die grünen Organe, denn diese machen ja die weitaus größte Oberfläche des in der Luft befindlichen Teiles des Pflanzentkörpers aus. Damit steht im Einklange, daß eine und dieselbe Pflanzenart um so mehr Wasser durch Verdunstung verliert, je mehr und je größere Blätter sie hat; man findet hier die Transpiration unter gleichen äußeren Bedingungen proportional der Größe der verdunstenden Oberfläche.

Bei keinem lebenden Pflanzenteile erreicht die Transpiration diejenige Stärke, wie sie eine gleich große Wasseroberfläche unter denselben Bedingungen zeigt. Sobald aber ein Pflanzenteil getötet worden ist, z. B. durch Frost oder Hitze, so verliert er meist schnell sein Wasser und welkt, weil die Verdunstung jetzt weit rascher erfolgt als im lebenden Zustande. Wir sehen daraus, daß die Geschwindigkeit der Transpiration der Pflanze verlangsamt und reguliert wird durch gewisse natürliche Einrichtungen und Lebensthätigkeiten, die wir freilich nicht alle genügend kennen. Sicher bekannt ist der Einfluß, den sie auf die Transpiration ausüben, von folgenden Organisationsverhältnissen, welche sich, wie nicht anders zu erwarten ist, auf das Hautgewebe beziehen, weil dieses eben das Organ ist, durch welches das Wasser aus der Pflanze in Dampfform entweicht. An allen grünen Teilen stellt die Epidermis (S. 74) das Hautgewebe dar.

In ihr ist zunächst die Gegenwart der Spaltöffnungen (S. 74) ohne Zweifel ein Faktor, welcher die Transpiration beeinflusst, weil dies die Ventilationswege sind, mittelst deren das Intercellularsystem (S. 73), welches das Innere der Pflanze durchzieht, nach außen geöffnet ist, und durch welche Gase, folglich auch Wasserdampf, aus dem Inneren nach außen geleitet werden. Allein das verdunstende Wasser entweicht keineswegs allein durch die Spaltöffnungen, wie schon daraus hervorgeht, daß Pflanzenteile ohne alle Spaltöffnungen, wie z. B. die Moose, ferner viele Blumenblätter, sowie die meist spaltöffnungsfreie Oberseite der grünen Blätter trotzdem lebhaft transpirieren. Die Hauptmasse des verdunstenden Wassers wird jedenfalls durch die Epidermiszellen selbst an die Luft abgegeben. Mit der Rolle, welche die Epidermiszellen als Transpirationsorgane spielen, hängen die eigentümlichen Organisationsverhältnisse derselben zusammen. Diese Zellen sind mit einander lückenlos verbunden, von außen gesehen von mannigfaltiger Gestalt, im Querschnitt aber von rechteckiger Form und gewöhnlich mit ihren kurzen Seiten aneinander gefügt. Es fällt auf, daß der ganze Innenraum dieser Zellen, abgesehen von der meist dünnen wandständigen Protoplasmaschicht, keinerlei Einschlüsse zeigt, sondern nur klares Wasser enthält (Fig. 20 u. 21). Dadurch stellen die Epidermiszellen selbst eine Art Wasserreservoir dar, welches aus seinem eigenen Vorrat das Verdunstungswasser liefert und dadurch die inneren Gewebe zunächst vor Wasserverlust schützt, unter Umständen ihnen vielleicht sogar noch Wasser darbieten kann. An den Epidermiszellen selbst wirkt nun vor allen Dingen als verdunstungsregulierend die Cuticula. So nennen wir eine alleräußerste Membranschicht, welche die Außenwände der Epidermiszellen aller Pflanzen aufweisen und mit welcher also gleichsam die ganze Oberfläche der Pflanze überzogen ist. Sie hat eine andere chemische Natur als der übrige Teil der Zellmembran, indem sie nicht aus Cellulose, sondern aus Cuticularsubstanz, einem wachsartigen, mit der Korksubstanz verwandten Stoffe, besteht, dem die wichtige physikalische Eigenschaft zukommt, daß Wasser durch ihn schwerer und langsamer hindurchgeht, als durch gewöhnliche aus Cellulose bestehende Zellmembranen. Es ist somit begreiflich, daß die Cuticula nicht nur an und für sich die Transpiration einschränkt, sondern daß sie dies in um so stärkerem Grade thun wird, je dicker sie an einem Pflanzenteile ausgebildet ist. In der That erscheint sie an weichen zarten Blättern mit lebhafter Transpiration dünner als an fleischigsaftigen oder lederartigen Pflanzenteilen, welche schwächere Transpiration zeigen; bei vielen der letzteren ist sie noch verstärkt durch die sogenannten Cuticularschichten, indem auch einige der unter der Cuticula liegenden Schichten der Zellmembran diese chemische Umwandlung erlitten haben. Bei den meisten Pflanzen ist die Cuticula an der Unterseite der Blätter dünner als an deren Oberseite. Damit und zugleich mit der in der Regel größeren Anzahl von Spaltöffnungen auf der Blattunterseite hängt die nachweislich stärkere Transpiration zusammen, welche an der Unterseite der Blätter gegenüber der Oberseite stattfindet. Wie sehr die Cuticula die Trans-

spiration beeinflusst, sieht man z. B. an Äpfeln, welche geschält, also der Cuticula beraubt worden sind; sie schrumpfen an der Luft liegend durch Wasserverlust in kurzer Zeit ein, während bekanntlich ungeschälte Äpfel monatelang vollsaftig bleiben. Die dünne Wachsausscheidung, welche bei manchen Pflanzenteilen die Cuticula bedeckt in Form eines zarten, leicht abwischbaren Reises, wirkt ebenfalls verdunstungsmindernd. So wurde z. B. an Rapsblättern, je nachdem von ihnen der Wachüberzug abgewischt worden war oder nicht, die Verdunstung im Verhältniß von 4,63 : 3,03 gefunden. Manche Pflanzenteile haben als Hautgewebe statt der Epidermis eine Korkschicht. Das Periderm der Baumzweige und selbst die Rinde der dickeren Stämme ist hauptsächlich aus Korkgewebe gebildet. Auch die Schale der Kartoffeln und anderer unterirdischer Teile besteht aus Kork. Dieses Gewebe stellt schichtenweise hintereinander liegende meist rectangulär tafelförmige Zellen dar, die lückenlos aneinander schließen, und von innen her durch Bildung neuer Korkzellen aus einem sogenannten Korkkambium regeneriert werden. Die Membranen der Korkzellen bestehen aus Korksubstanz; auch dies ist ein von Wasser sehr schwer durchdringbarer Stoff. Daher limitiert der Kork ebenfalls die Transpiration bedeutend, wovon man sich überzeugen kann durch den raschen Wasserverlust, welchen z. B. geschälte Kartoffelknollen gegenüber ungeschälten beim Liegen an der Luft erleiden. In der Korkhaut sind die oben als Ventilationsorgane beschriebenen Lenticellen (S. 77) auch Beförderer der Transpiration; so ergab sich z. B. an Hollunderzweigen, je nachdem ihre Lenticellen mit Lack verschmiert waren oder nicht, eine Verdunstung von 7,66 beziehentlich 10,6 pSt. ihres Wassergehaltes. Endlich übt unstrittig auch das lebende Protoplasma auf den von ihm eingeschlossenen Zellsaft eine die Verdunstung verlangsamennde Wirkung aus. Wenngleich man sich diese Wirkungsweise noch nicht näher erklären kann, so wird sie doch deutlich bewiesen durch die rapide Steigerung der Transpiration, welche sofort mit dem Tode an jedem Pflanzenteile hervortritt und die am auffallendsten bei den im lebenden Zustande ungemein schwach transpirierenden Pflanzen ist.

Aus der Ungleichheit der oben genannten Faktoren und ihrem Zusammenwirken resultiert die sehr ungleiche Größe der Transpiration, die wir an den verschiedenen Pflanzen wahrnehmen. Es giebt Pflanzen mit starker und solche mit schwacher Verdunstung. Im allgemeinen transpirieren die auf feuchte und geschützte Standorte angewiesenen Pflanzen lebhaft; sie welken daher rasch, wenn sie abgeschnitten sind oder in trockne Luft kommen. Umgekehrt besitzen diejenigen Pflanzen, welche äußerst trockne Standorte bewohnen, vielfach eine auffallend langsame Transpiration; das Äußerste leisten darin die sogenannten Succulenten, wie Cacteen, Crassulaceen, Aloe-, Agave-Arten z., die abgeschnitten an trockener Luft monatelang liegen können, ohne merkbar an Saft zu verlieren; ein wichtiges Schutzmittel für diese Pflanzen, die dadurch der langen Trockenheit widerstehen können, die an ihren natürlichen Standorten periodisch eintritt. Ihrer langsamen Transpiration ist es auch zuzuschreiben, daß Kartoffel-

knollen, Rüben, Zwiebeln zc. lange Zeit im Trocknen liegen können, ohne ihren Saft und damit ihre Lebensbedingung zu verlieren. Aber auch unter den Pflanzen mit gewöhnlicher lebhafter Transpiration, ist die letztere je nach Species ungleich. Wenn man die Verdunstungsgröße pro 1 qcm Oberfläche in der Zeit von 24 Stunden berechnet, so stellt sich diese Zahl bei den einzelnen Pflanzen ziemlich ungleich, z. B. bei Erbsen auf 2,51 g; bei Hanf auf 9,3 g Wasser, wonach also z. B. der Hanf zu den am stärksten transpirierenden Kulturpflanzen gehört. Man kann mit Hilfe dieser Zahlen unter Zugrundelegung der Durchschnittsgröße einer Pflanze und der Vegetationsdauer derselben auch die Wassermenge feststellen, welche eine einzelne Kulturpflanze aus dem Ackerboden im Ganzen beansprucht; so z. B. Mais in 173 Tagen 14 k, Hanf in 140 Tagen 27 k, Sonnenblumen in 140 Tagen 66 k. Indessen ist bei jeder Pflanze auch in den verschiedenen Altersperioden die Verdunstung ungleich: an ganz jungen Blättern ist sie am größten und vermindert sich allmählich mit zunehmendem Alter bis zur vollkommenen Ausbildung des Blattes.

Die Transpiration der Pflanzen ist auch von äußeren Verhältnissen abhängig. Selbstverständlich ist der Wasserdampfgehalt der Luft von Einfluß: mit zunehmender Dampfsättigung nimmt die Verdunstung ab, und hört im vollständig mit Wasserdampf gesättigten Raum nahezu auf. Der Wassergehalt des Bodens beeinflusst die Transpiration insofern, als mit zunehmender Trockenheit des Bodens dieselbe schwächer wird, was wahrscheinlich mit dem beim herannahenden Weltwerden eintretenden Verschluß der Spaltöffnungen (S. 77) zusammenhängt. Wenn Pflanzen mit ihren Wurzeln in Wasser stehen, so bewirkt ein darin aufgelöstes Salz eine um so stärkere Transpiration, je mehr die Concentration der Lösung steigt; doch bei einer Concentration über 5 pCt., die überhaupt schädlich ist, tritt wieder Verlangsamung ein. Ebenso bewirken bis 0,3 pCt. Alkalien eine Steigerung, Säuren eine Abnahme der Verdunstung. Wir haben hierfür noch keine genügende Erklärung. Die Temperatur an sich, d. h. gleiche Trockenheit der Luft vorausgesetzt, hat keinen hervorstechenden Einfluß: selbst bei Temperaturen unter 0° erleiden immergrüne Pflanzen und selbst blattlose Baumzweige noch eine meßbare Verdunstung. Um so größer ist der Einfluß, den das Licht auch bei Ausschluß von Temperatursteigerung ausübt. Bei Maispflanzen, die im Lichte erzogen und ergrünt sind, gestaltet sich die Transpiration nach folgenden Verhältnissen: 97 mg im dunkeln, 114 mg im diffusen Lichte, 785 mg im Sonnenlichte; bei Mais, der im dunkeln etioliert gewachsen ist, 106 mg im dunkeln, 112 mg im diffusen Lichte, 290 mg im Sonnenlichte. Daher ist es erklärlich, warum die Verdunstungsgröße der Pflanzen auch eine tägliche Periode zeigt: Nachts ist sie geringer als am Tage. Der meist größere Wasserdampfgehalt der Luft in der Nacht wirkt dabei in gleichem Sinne wie die Dunkelheit. Die Erklärung für diese Lichtwirkung ist jedenfalls mit in der Thatsache des Schließens der Spaltöffnungen in der Dunkelheit (S. 77) zu suchen. Endlich ist experimentell

nachgewiesen, daß Erschütterungen der Pflanzen, wie sie also z. B. im Freien der Wind hervorbringt, eine vorübergehende Steigerung der Transpiration bedingen.

#### 4. Die Wasserbewegung in der Pflanze.

In jeder Pflanze, welche andauernd transpiriert, muß sich ein Wasserstrom bewegen, der von den Aufsaugungspunkten des Wurzelsystems ausgeht und nach den verdunstenden Teilen gerichtet ist. Bei sehr lebhaft transpirierenden Pflanzen kann in einem Tage leicht eine Wassermenge den Körper passieren, deren Gewicht dem Körpergewicht nahekommt. Das Organ, in welchem dieses Wasser seinen Weg nimmt, ist so gut wie ausschließlich das Holz. Was in der Botanik darunter verstanden wird, ist nicht etwa bloß bei den eigentlichen Holzpflanzen zu finden; bei allen krautartigen Gewächsen bemerken wir bald feinere, bald stärkere harte, holzige Fäden durch sämtliche Pflanzenteile meist der Länge nach sich hinziehen. Dieselben werden Gefäßbündel oder Fibrovasalstränge genannt. Sie sind auch in den noch jungen weichen Teilen der eigentlichen Holzpflanzen zu finden und sind hier die Ausgangspunkte der späteren stärkeren Holzbildung. Jedes Holzgewebe ist dadurch gekennzeichnet, daß die Membranen seiner Elementarorgane verholzt sind, d. h. neben Cellulose noch eine andere Substanz, Holzsubstanz oder Lignin, enthalten. In den Stengeln der meisten dicotylen Kräuter sind die Gefäßbündel in einem Kreise angeordnet und schließen sich daher zu einem holzigen Cylinder zusammen. Diesen Holzcyylinder haben wir schon oben als Festigungsgewebe (S. 20) kennen gelernt und auch gesehen, daß er bei den Bäumen durch ein peripherisches Wachstum von Jahr zu Jahr zu einem immer dickeren Holzkörper erstarkt. Als Festigungsgewebe dient das Holz, insofern als es zu einem beträchtlichen Teile aus den engen und dickwandigen Holz- oder Librifasern aufgebaut ist; als Wasserleitungsgewebe aber kommt es in Betracht, weil es außerdem ausnahmslos noch andere hierzu ganz besonders eingerichtete Organe enthält, die wir sogleich unter dem Namen Gefäße oder Tracheen und Tracheiden näher kennen lernen werden.

Der Beweis dafür, daß das zur Transpiration erforderliche Wasser im Holze aufsteigt, ist durch ein einfaches Experiment zu liefern. Wenn man an einer im Boden wurzelnden dicotylen Kraut- oder Holzpflanze dem Stengel unten an einer Stelle ringsum seine peripherischen Gewebe wegschneidet, so daß nur der Holzcyylinder verschont wird, so bleiben Wochenlang die Blätter frisch, bekommen also ungehindert Wasser zugeführt, um ihren Transpirationsverlust zu decken, während wenn man umgekehrt unter möglichster Schonung der peripherischen Gewebe den ganzen Holzkörper an einer Stelle unterbricht, die Pflanze ungefähr ebenso rasch welk wird, als wenn sie von ihren Wurzeln ganz getrennt worden wäre.

Continuität der wasserleitenden Gewebe in den Pflanzen. Wenn die Gefäßbündel die Bahnen des aufsteigenden Wassers darstellen sollen, so müssen sie vor allen Dingen der Anforderung genügen, daß sie in einem kontinuierlichen Zusammenhange von den Saugwurzeln aus bis zu allen Punkten jeder Blattfläche sich erstrecken. In der That entspricht ihr Verlauf in der Pflanze dieser Anforderung vollkommen (Fig. 24).

Jede Saugwurzel ist der Länge nach von einem Fibrovasalstrang durchzogen; dieser reicht bis an die wachsende Wurzelspitze und wird hier aus dem Meristem (Fig. 13), in dem Maße als die Wurzel in die Länge wächst, mit ihr weiter gebildet. Am Ursprungsorte einer jeden Wurzel steht der Fibrovasalstrang mit demjenigen der Mutterwurzel, aus der sie entspringt, in unmittelbarem Zusammenhange. So laufen die Fibrovasalstränge sämtlicher Wurzeln rückwärts bis in die Hauptwurzel. Beim Uebergange der letzteren in den Stengel setzen sich die Fibrovasalstränge der Wurzel direkt in diejenigen des Stengels fort, wo sie nun, je nachdem die Pflanze eine Dicotyle oder Monocotyle ist, entweder in einem Kreise angeordnet oder in zerstreuter Stellung empor steigen, um einer nach dem andern in die am Stengel sitzenden Blätter überzugehen. Dabei ist der Zusammenhang aller Fibrovasalstränge des Stengels so, daß sie von unten nach oben fortschreitend einer aus dem andern entspringen. In jedes Blatt treten ein oder mehrere Fibrovasalstränge ein; hier laufen sie der Länge nach durch den Blattstiel und durch die Mittelrippe oder durchstreichen, wie bei den meisten Monocotylen, die Blattfläche gleich vom Grunde an in einer Mehrzahl parallel laufender Rippen. Auf dem ganzen Wege durch die Blattfläche zweigen sich von den Fibrovasalsträngen der Rippen zu beiden Seiten eine Menge feinerer Stränge ab, welche nebst ihren weiteren Verzweigungen und Anastomosen die feine Nervatur des Blattes darstellen. Dieses zusammenhängende System wasserzuführender Aderu ist durch die ganze Blattfläche verbreitet und versorgt jeden Punkt derselben; denn wenn man ein beliebiges kleines Stück einer Blattfläche vergrößert untersucht, so sieht man, wie weit sich die Aderu zuletzt zerteilen in äußerst dünne Fibrovasalstränge, welche die grüne Blattmasse durchsetzen in meist nehförmigem Zusammenhange oft mit freien innerhalb der kleinsten Maschen liegenden Endigungen (Fig. 24 C). Auch diese letzten feinsten Aderu bestehen noch aus kurzen Tracheiden mit ring- oder spiralförmigen Membranverdickungen. Auch nach den Blüten und Früchten laufen vom Stengel aus durch die Blütenstiele Fibrovasalstränge und verbreiten sich hier in allen Teilen; besonders sind die Hülsen und Schoten und die saftigen Früchte des Obstes von einem reichen Gefäßbündelnetz durchzogen; und endlich führt in den Funiculus eines jeden Samens von der Frucht aus ein kleiner Fibrovasalstrang. Uebrigens sehen wir überall die Massenentwicklung der Fibrovasalstränge, beziehentlich des Holzes mit dem Wasserbedarf der betreffenden Pflanzen oder Pflanzenteile sinken und steigen. So finden sich bei den Wasserpflanzen, wo Transpiration nur schwach oder gar nicht stattfindet, nur spärliche oder gar keine

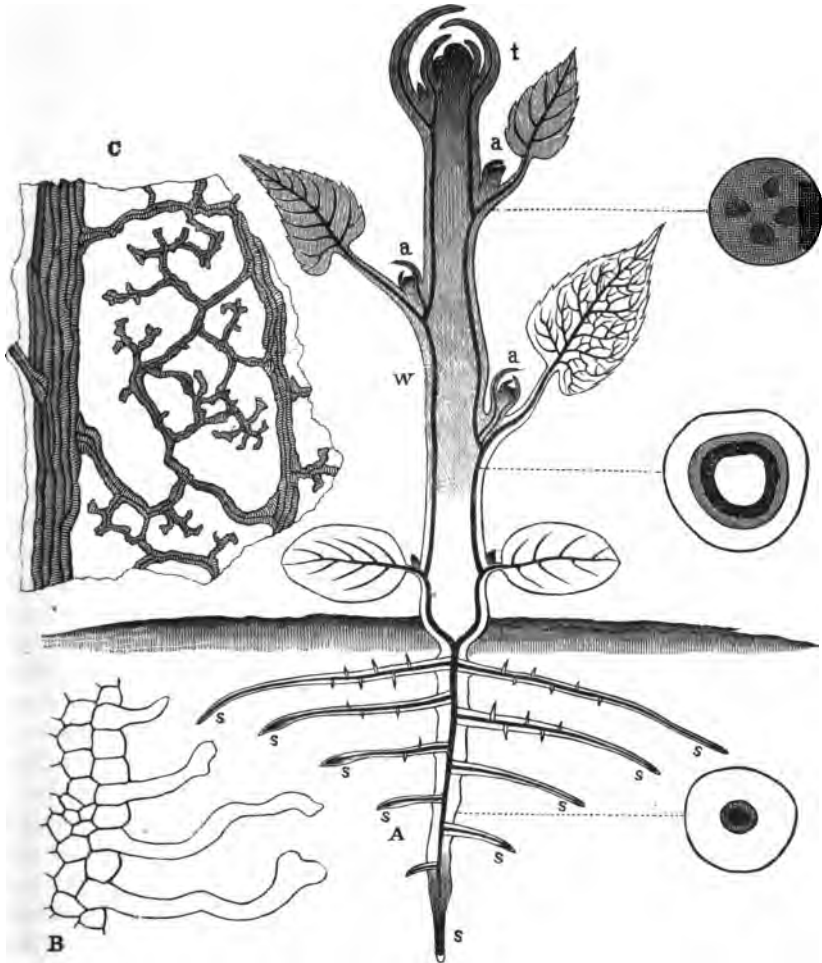


Fig. 24. Die Pflanze mit ihren wasserleitenden Geweben.

A stellt das Schema einer dicotylen Pflanze dar, in welcher durch die schwarzen Linien der kontinuierliche Verlauf der Fibrovasalstränge, als der wasserleitenden Gewebe, zur Anschauung kommt, indem dieselben hinter den Spitzen *s* einer jeden Wurzel beginnen, im Stengel aufsteigen und nach den Blättern laufen, wo sie durch reichliche Verzweigung in die Nerven des Blattes übergehen, welche bei C in einem vergrößerten Stückchen der Blattfläche genauer dargestellt sind. Durch die neben A stehenden vergrößerten Querschnittsbilder ist ersichtlich, wie die Fibrovasalstränge in der Wurzel einen centralen Strang, im Stengel mehrere im Kreise stehende und zu einem Ring sich schließende Stränge darstellen. Bei B wird die Wurzelhaarbildung als Eintrittsstelle des Wasserstromes veranschaulicht.



In dem Pflanzenschema A. sind außerdem die Wachstumszonen dargestellt durch schwarzen Ton; man sieht den terminalen Vegetationspunkt der Wurzeln bei s, des Stengels bei t und der Achselknospen a; bis zur Gegend von w ist der Stengel samt seinen Blättern im Wachstum begriffen.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln I.)

Gefäße und Holzelemente überhaupt. Unter den Landpflanzen zeigen die Succulenten, welche durch ihre sehr langsame Transpiration sich auszeichnen (S. 89), weit schwächer entwickelte Fibrovaskulärstränge als die gewöhnlichen stark transpirierenden Kräuter, während bei den Bäumen dem hohen Wasserbedarf ein voluminös entwickelter Holzkörper mit zahllosen Gefäßen entspricht. Der Aufbau des Baumes erheischt übrigens eine besondere Einrichtung, um zwischen dem in jedem Jahre neugebildeten Blätterapparat und den Saugwurzeln die Continuität der wasserleitenden Elemente herzustellen. Es wird dies durch die alljährlich erneute Überlagerung des Jahresringes im Holzkörper erzielt. Der Gefäßbündelring der diesjährigen, blättertragenden Zweige setzt sich über alle älteren Zweige, Äste und den Stamm bis in die Wurzelzweige als deren jüngster im nämlichen Sommer entstandene Holzring fort; und in den Wurzeln stellen wieder die Fibrovaskulärstränge der jüngst gebildeten Saugwurzeln seine Fortsetzung dar. Diese im laufenden Jahre produzierte Holzschicht mit ihren Gefäßen vermittelt also die Wasserkommunikation zwischen den aufsaugenden Wurzelorganen und der transpirierenden Baumkrone. Dagegen endigen die Holzringe der vorhergehenden Jahre in den Stumpfen der abgefallenen Blätter und Zweige der Vorjahre; in diesen sind die Gefäße verstopft durch Gummipfropfen oder Thyllen, wie wir unten näher kennen lernen werden. Auch gehen die einige Jahre alten Holzringe bald in Kernholz über, dessen Gefäße in derselben Weise verstopft werden und welches dadurch nachweislich alle Leitungsfähigkeit für Wasser verliert. Nur die jüngsten Holzringe, welche man als Splint bezeichnet, sind leitungsfähig, und oft ist es wirklich nur der jüngste Splintring. So wird also bei den Bäumen das wasserleitende Gewebe in jedem Jahre erneuert. Mit diesem Bedürfnis hängt es auch zusammen, daß im Frühlinge beim Auftreten des neuen Laubes zugleich der neue Jahresring des Holzes in Stamm und Ästen gebildet wird, und daß das dabei entstehende sogenannte Frühlingsholz von dem später im Sommer zur Ablagerung gelangenden Herbstholz durch viel zahlreichere und viel weitere Gefäße, beziehentlich Tracheiden sich unterscheidet, denn das schnelle und gleichzeitige Erscheinen des neuen wasserverbrauchenden Laubes erfordert die rasche Indienststellung einer großen Anzahl dieser wasserleitenden Elemente.

Die treibenden Kräfte der Wasserbewegung. Der Auftrieb des Wassers wird durch zwei verschiedene Kräfte verursacht: eine von unten aus wirkende Druckkraft, die man wohl auch als Wurzeldruck bezeichnet hat, und eine von den transpirierenden Teilen ausgeübte Saugkraft.

Die Wirkung des Wurzeldruckes tritt uns schon in einer bekannten an den Pflanzen von selbst sich einstellenden Erscheinung vor Augen: das sogenannte

Bluten, welches in jedem Frühjahr unmittelbar vor Entfaltung des Laubes an gewissen Holzpflanzen, wie Weinstock, Birke, Hainbuche, zu beobachten ist. Wenn man um diese Zeit den Holzkörper des Stammes oder irgend eines Astes oder Zweiges anschneidet oder anbohrt, so fließt aus der Wunde ununterbrochen Tage lang eine beträchtliche Menge wässerigen Saftes, welche deutlich aus dem Holzkörper, hauptsächlich aus dessen geöffneten Gefäßen sich ergießt. Sobald die genannten Pflanzen ihr Laub bekommen haben, erfolgt beim Durchschneiden des Holzes kein Bluten mehr, ebensowenig wie bei allen anderen Pflanzen. Man kann aber zu jeder Zeit während der Vegetationsperiode und an allen Pflanzen, nicht nur an den Holzgewächsen, sondern auch an den Kräutern, die Erscheinung hervorrufen, wenn man auf die Schnittfläche des im Boden eingewurzelten Stengels zunächst soviel Wasser aufsetzt, daß der Holzkörper sich damit sättigt; ist dies geschehen, so wird durch die Wirkung des Wurzeldrucks fortdauernd Wasser aus der Schnittfläche hervorgepreßt. Wir schließen daraus, daß die Erscheinung des Blutens bedingt ist durch eine vollständige Erfüllung der Hohlräume des Holzes mit Wasser und daß dieselbe bei den oben genannten Holzpflanzen nur deshalb im Frühlinge von selbst eintritt, weil ihre Wurzelthätigkeit hinlänglich früh erwacht, um das Holz in dieser Weise mit Wasser zu sättigen, bevor durch die Entwicklung des Laubes die Transpiration in Gang kommt; denn die letztere entzieht dem Holze so große Mengen Wassers, daß dasselbe sehr bald seinen wassergesättigten Zustand verliert. Der Blutungsast ist nie reines Wasser, sondern enthält kleine Mengen verschiedener löslicher Kohlenhydrate, Säuren, Eiweißstoffe, Asparagin, Ammoniak und unorganische Stoffe gelöst. Namentlich finden sich in den natürlichen Blutungssäften der Bäume im Frühlinge, wie schon der süße Geschmack derselben verrät, Zuckerarten; beim Zuckerahorn steigt der Gehalt davon bis auf 3,57 pCt. Die Anwesenheit dieser Stoffe und die wechselnden Mengen, in denen dieselben je nach Pflanzenarten, Entwicklungszeiten u. gefunden werden, kann nicht Wunder nehmen, da diese Säfte nicht direkt aus dem Boden stammen, sondern, wie wir unten sehen werden, aus den die Gefäße umgebenden Parenchymzellen in die ersteren gepreßt werden. Die Ausflussmengen eines über der Wurzel abgeschnittenen Stengelstumpfes sind oft sehr bedeutend und übersteigen schon in kurzer Zeit das Volumen der ganzen Wurzel, woraus auf das deutlichste hervorgeht, daß das ausfließende Wasser erst durch die fortwährende Thätigkeit der Wurzeln aus dem Boden aufgenommen worden ist. Aus einem Birkenstamm kann man in einem Tage leicht einige Liter Saft gewinnen. Eine *Urtica urens* von 1450 ccm Wurzelvolumen ließ in 2½ Tagen 11260 ccm, ein *Solanum nigrum* von 1900 ccm Wurzelvolumen in 3 Tagen 4275 ccm Wasser ausfließen. Die *Agave* soll nach Abschneiden des jungen Blütenschaftes in 24 Stunden 200—375 Kubitzoll und in der 4—5 Monate dauernden Blutungszeit bis 50000 Kubitzoll Saft liefern. Bei allen Pflanzen wird der Blutungsast mit einer gewissen Kraft hervorgebrückt. Diese ist es eben, die wir als Wurzeldruck bezeichnet haben. Sie ist leicht sichtbar

und meßbar zu machen. Setzt man nämlich auf dem Stengelstumpfe ein vertikales Glasrohr auf, so steigt der Saft in dem letzteren zu bedeutenden Höhen empor, selbst bei Kräutern bis zu 2 m und darüber. Wendet man ein mit Quecksilber gefülltes Manometerrohr an, so wird das Quecksilber in dem freien Schenkel durch den im anderen Schenkel wirkenden Saftdruck hoch emporgetrieben, und die Quecksilbersäule, welche der Differenz im Stande der beiden Schenkel entspricht, kann als Maß für den jeweiligen Wurzeldruck dienen. Am Weinstock hat man den Blutungsdruck bis zu 107, bei *Digitalis* zu 46,1, beim Rohn zu 21,2, bei *Atriplex hortensis* zu 6,5, bei *Morus alba* zu 1,2 cm Quecksilberdruck gefunden. Mittels dieser Methode hat man auch beobachtet, daß der Wurzeldruck im Frühling und Sommer weit ansehnlicher ist als im August und September, daß aber auch eine tägliche Periode zu bestehen scheint, welche ihr Maximum am Tage, aber nach Pflanzenarten in verschiedenen Tagesstunden, das Minimum Nachts, im allgemeinen ungefähr 12 Stunden später hat, und welche beim Wachsen im Dunkeln nicht zu beobachten ist, ferner daß der Wurzeldruck mit Abnahme der Temperatur bis auf wenige Grade über 0° viel geringer wird, aber auch bei ungewöhnlich hohen Temperaturen erlischt, endlich daß Trockenheit des Bodens und höhere Concentration der Nährstofflösung ihn ebenfalls vermindern. Eine Wirkung der Druckkraft, welche das Wasser durch die Pflanze treibt, ist auch die Erscheinung der Wassertropfenausscheidung aus unverletzten Pflanzen. An den Blattspitzen des Getreides und anderer Gräser, an den Spitzen der Blattabschnitte oder der Zähne des Blattrandes vieler Dicotylen schwitzen, namentlich in feuchter Luft, wo die Transpiration vermindert ist, also bei Nacht oder wenn man eine Glocke über die Pflanze stürzt, große Wassertropfen aus, die sich bald wieder erneuern, wenn man sie entfernt. An den bezeichneten Punkten findet man die Austrittsstellen des Wassers in Form sogenannter Wasserspalten, einer eigentümlichen Art von Spaltöffnungen (S. 74) mit sehr weiter Spalte, die sich auch nicht zu schließen vermag. Der unter der Wasserspalte befindliche Raum ist von lückenlos aneinanderschließenden zartwandigen kleinen Zellen begrenzt, unter denen unmittelbar das Gefäßbündel endigt und welche wahrscheinlich der Durchpressung von Wasser von dort aus einen sehr geringen Widerstand entgegensetzen.

Es ist nun noch die Frage, wo die Druckkraft bei der Wasserbewegung ihren Sitz hat. Daß sie schon in der Wurzel vorhanden ist, beweist das Saftsteigen in Glasröhren, die man direkt auf die Wurzel z. B. des Weinstocks aufsetzt. Das Saftsteigen aus Stengeln hört sofort auf, wenn man die Wurzeln abschneidet, und das Gleiche geschieht unter den nämlichen Umständen auch mit den Wassertropfenausscheidungen. Dies beweist jedoch nur, daß zum Aufsteigen des Wassers in den Gefäßen das Geschlossensein des Gefäßsystemes nach unten hin Bedingung ist. Das Saftsteigen muß beruhen auf einer osmotischen Druckkraft turgescenter Zellen, welche in der Umgebung der Gefäße liegen und einseitig, nämlich nach dem Gefäßraume zu Wasser hervorpressen,

indem ihr Filtrationswiderstand nach dieser Seite am geringsten ist. Nichts spricht dagegen, daß diese Druckkräfte im ganzen Verlaufe der Gefäße durch die Pflanze, also nicht bloß in der Wurzel, in Wirkung sind, denn überall ist der Aufbau der Gefäße und der sie umgebenden Zellen von gleicher und zwar von einer dieser Anforderung entsprechenden Art, wie wir unten sehen werden. Es ist auch manchmal geglückt an Stengeln, denen die Wurzeln abgeschnitten waren, eine Blutung, wenn auch in schwächerem Grade, und eine Wassertropfen-ausscheidung der Blätter zu erzielen.

Die zweite Kraft, welche die Wasserbewegung in der Pflanze bedingt, die Saugkraft, geht von den transpirierenden Blättern aus. Sie läßt sich dadurch nachweisen, daß man einen abgeschnittenen beblätterten Zweig in den einen Schenkel eines Manometerrohres luftdicht einsetzt, welches Wasser enthält, das unten durch Quecksilber gesperrt ist (Fig. 25). Um soviel, als der Zweig durch Verdunstung verliert, nimmt er Wasser aus dem Manometerrohr auf, und dies geschieht mit solcher Kraft, daß das Quecksilber in denselben Schenkel der Röhre emporgezogen wird, so daß es bisweilen um 30 cm höher als im andern Schenkel steht. Auch wenn man in den Stamm eines belaubten Baumes Manometerrohre mit Quecksilber einsetzt, so zeigen diese eine bedeutende Saugkraft an, die bis zu 76 cm Quecksilberdruck gefunden worden ist. Beim Nachlassen der Transpiration hört diese Saugkraft auf, ebenso wenn die Blätter abgeschnitten werden. Diese Saugung kann nur dadurch hervorgebracht werden, daß diejenigen Zellen des Blattes, welche nach außen hin Wasser durch die Transpiration verlieren, den nach innen ihnen benachbarten Zellen und Nervenendigungen immer wieder soviel Wasser entziehen, als sie ausgehaucht haben. Diese Wasseranziehung ist durch Imbibition und Osmose dieser Zellen (S. 10 u. 16) erklärbar. Ihre Folge muß aber sein, daß den Tracheen der letzten Nervenendigungen ein Teil des in ihren Hohlräumen enthaltenen Wassers entzogen wird; dafür bildet sich in denselben ein luftverdünnter oder ein vielleicht nur mit Wasserdampf erfüllter Raum. Daraus entsteht aber in dem zusammenhängenden System der Tracheen eine Saugung, wie im Stiefel einer Wasserpumpe, und es werden dadurch die kleinen Wassersäulchen, welche in den weiter unten gelegenen Gefäßen stehen, in die Höhe gesogen. So pflanzt sich die Wasserbewegung rückwärts weiter fort. Damit steht auch in vollem Einflange die Beobachtung, daß die Gefäßluft in der lebenden transpirierenden

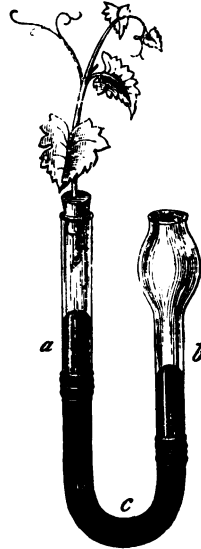


Fig. 25. Versuch zur Demonstration der Saugkraft transpirierender Blätter. Die Glasröhren a und b sind durch das Kautschukrohr c verbunden und enthalten Quecksilber, über a Wasser. Die Differenz in der Höhe des Quecksilberstandes von a gegen b giebt die Kraft der Saugung an.

Pflanze eine geringere Tension als die atmosphärische Luft hat, also unter negativem Drucke steht. Wenn man nämlich von einer unverletzten, im Boden wurzelnden Pflanze einen beblätterten Stengel unter Quecksilber oder unter einer Farbstofflösung abschneidet, so dringt die Flüssigkeit sogleich in die Gefäße ein; man findet dann die letzteren bis auf 50—60 cm damit injiciert. Oder wenn an eine soeben angefertigte Querschnittsfläche eine Glasröhre luftdicht angelegt wird, welche unten in Wasser taucht, so sieht man das letztere sehr bald allmählich in der Röhre emporsteigen. Im Winter, wo die Transpiration und damit die Saugkraft fehlt, findet man auch die Luft in den Gefäßen wenig oder nicht verdünnt. Aus dem negativen Luftdruck, welcher in den Gefäßen der unverletzten Pflanze herrscht, erklären sich auch folgende Beobachtungen. Sprosse, die man in der Luft abschneidet, zeigen, auch wenn man sie alsbald in Wasser stellt, vorübergehendes Welken. Dies wird aber vermieden, wenn man das Abschneiden unter Wasser vornimmt. Im ersteren Falle wird nämlich sofort durch Eindringen der Außenluft in die Gefäße der negative Druck in denselben ausgeglichen und dadurch die Pumpkraft vorübergehend aufgehoben, während beim Durchschneiden unter Wasser statt Luft Wasser in die Gefäße gesogen wird. Auch werden abgeschnittene Pflanzen leichter wieder frisch, wenn man sie in warmes Wasser stellt; weil die dadurch erwärmte Gefäßluft beim Abkühlen unter negativen Druck kommt, wie denn überhaupt jede Abkühlung der Pflanze eine Verminderung des Volumens der Gefäßluft bewirken und dadurch zur Steigerung der Saugkraft beitragen muß.

Der Mechanismus der Wasserbewegung im Holze. Man braucht sich zunächst gar nicht tiefer in den Bau des Holzes einzulassen, um sogleich zu begreifen, daß es sich hier nur um zwei Wege handeln kann: jedes Holz ist ein Gefüge aus hohlen Röhren und hohlen Zellen mit mehr oder weniger dicken Membranen, welche gegenseitig in innigem Verbande stehen, mit anderen Worten das Holz ist eine feste, aber poröse Masse. Steigt nun das Wasser in den Hohlräumen oder in den Membranen dieser Elementarorgane empor? In dieser Frage standen sich bis in die neuere Zeit zwei Theorien gegenüber. Die Einen stützten sich auf den Umstand, daß das Holz dem größten Teile seines Volumens nach aus Membransubstanz besteht, und daß gerade die verholzten Zellmembranen eine große Imbibitionsfähigkeit für Wasser besitzen (S. 10); diese sogenannte Imbibitionstheorie verlegte deshalb den Strom des aufsteigenden Wassers in die Membranen und nicht in die Hohlräume, welche nach der Meinung dieser Forscher mit Luft und nicht mit Wasser erfüllt seien. Ein entscheidender Beweis für diese Ansicht hat aber niemals geliefert werden können. Dagegen ist die andere Theorie, wonach das Wasser in den Hohlräumen der Elementarorgane, also in den Poren des Holzes aufsteigt, gegenwärtig zur Gewißheit geworden. Nach dieser Ansicht ist die feste Hauptmasse des Holzes, die vornehmlich von den Fibriformfasern gebildet wird, nur zur Festigung des Stammes da, und in dieser Eigenschaft haben wir dieselben oben (S. 21) kennen gelernt; dagegen

stellen die Tracheen und Tracheiden (s. unten S. 101 und 106), die viel dünnere Membranen besitzen, in ihren relativ weiten Hohlräumen die Bahnen des Saftsteigens dar. Dies wird durch folgende Gründe bewiesen.

Erstens sind die Gefäße oder Tracheen das einzige Organ, welches ausnahmslos einen ununterbrochenen Zusammenhang von den Wurzeln an bis zu den transpirierenden Punkten des Pflanzenkörpers darstellt. So befindet sich z. B. bei den mit basalem oder intercalarem Vegetationspunkt (S. 36) wachsenden Blättern, Schäften und Halmen der Zwiebeln, des Getreides, wie der meisten Monokotylen, innerhalb dieser aus Meristem bestehenden Vegetationspunkte von holzigen Elementen gar nichts als nur Gefäße, welche hier die Verbindung der Fibrovasalstränge der oberen stark transpirierenden Teile mit denjenigen des unterirdischen Teiles allein aufrecht erhalten; es fehlen hier alle dickwandigen verholzten Zellen, die sich eben erst dort bilden, wo es auf Festigung abgesehen ist.

Wenn man das eigentliche Holz der Bäume auf dünnen Längsschnitten mikroskopisch betrachtet, so findet man allerdings die Gefäße und Tracheiden gewöhnlich mit Luft erfüllt. Die letztere ist jedoch erst bei der Präparation in die Hohlräume dieser Organe eingebracht. Trennt man aber die Theile unter Wasser von der Pflanze ab und fertigt man dann nicht zu dünne Schnitte an, so überzeugt man sich, daß in jenen Organen Wasser, allerdings von größeren oder kleineren Luftblasen unterbrochen, enthalten ist. Injiziert man ein Stück Holz z. B. von *Taxus* mit rother Eosinlösung, macht dann Längsschnitte und betrachtet dieselben unter Del, so sieht man, daß die Tracheiden, aus denen dieses Holz ganz und gar besteht, eine mehr oder weniger gerötete Flüssigkeit abwechselnd mit Gasblasen in ihren Hohlräumen enthalten, daß ihre Membranen aber ganz farblos sind, zum Beweise, daß Flüssigkeiten nur in den Hohlräumen des Holzes sich fortbewegen. Auch läßt sich durch die Gewichtsabnahme und die durch die Imbibition bedingte Volumenänderung beim Austrocknen des Holzes leicht nachweisen, daß dasjenige Quantum von Wasser, welches wirklich imbibiert in den Membranen des Holzgewebes enthalten ist, weit geringer ist als die im frischen Holze thatsächlich vorhandene Wassermenge. Endlich beweisen die nachstehenden Versuche, daß auch wirklich die Leitungsfähigkeit des Holzes für Wasser aufgehoben wird, wenn nur die Continuität der Hohlräume der Gefäße und Tracheiden, nicht aber die der Membranen unterbrochen ist. Wenn ein in der natürlichen Längsrichtung angefertigter Cylinder von Holz mit Wasser gesättigt ist, so wird durch Aufbringen einer dünnen Wasserschicht auf die obere Schnittfläche mit Leichtigkeit das Wasser in Bewegung gesetzt, wie man an dem dann sofort eintretenden Abfließen einer gleichen Wassermenge aus der unteren Schnittfläche erkennt. Ist aber die letztere vorher verkittet worden, so wird das oben aufgebraute Wasser selbst durch starken Quecksilberdruck nicht an den Seiten des Holzcyinders hervorgepreßt; erst da wo man Nadeleinstiche macht (welche die Gefäßröhren seitlich öffnen) tritt dieses ein. Wenn man die Hohlräume des Holzes verstopft

durch Injektion mit geschmolzener Cacaobutter oder mit Gelatine, so wird das Holz absolut leitungsunfähig, obgleich doch die Membranen dabei nicht verändert werden. Abgeschnittene Zweige, die an ihrer Schnittfläche in dieser Weise injiziert sind und in Wasser gestellt werden, welken sehr bald, während mit nicht injizierter Schnittfläche in Wasser gestellte Zweige frisch bleiben. Macht

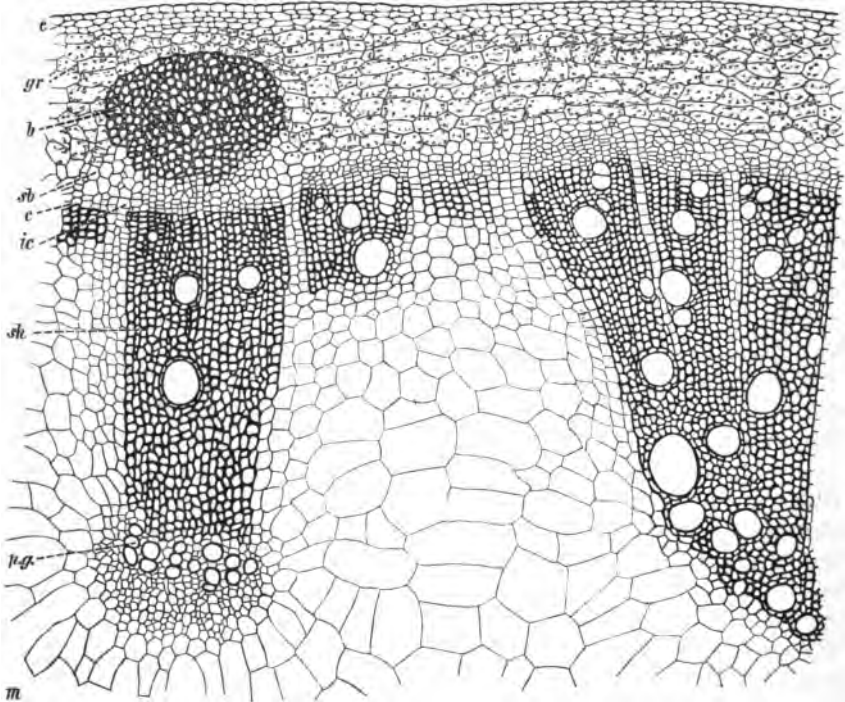


Fig. 26. Stück eines Querschnittes durch den erwachsenen Stengel der Sonnenblume (ein Teil der Fig. 8 vergrößert).

Von den im Kreise stehenden Gefäßbündeln sind hier einige sichtbar und zeigen die runden Durchschnitte ihrer Gefäße. An der innersten Seite stehen die zuerst entstandenen, darum sogenannten Primordialgefäße pg (vgl. Fig. 27), dann folgt nach außen der eigentliche Holzkörper, das sogenannte sekundäre Holz sh, welches aus engen Holzfaser, aber auch aus sehr weiten Gefäßen besteht. c das Cambium, welches die Verdickung des Stengels bewirkt (S. 35) und sich zu einem kontinuierlichen Ringe schließt dadurch, daß auch die zwischen den Gefäßbündeln liegenden Parenchymzellen durch meristematische Teilungen zu Cambiumzellen (Interfascicular-Cambium ic) werden. sb der Siebteil der Gefäßbündel, von denen manche bei b auch eine Gruppe Bastfasern besitzen. gr die grüne Rinde, e Epidermis, m Mark.

(Frank u. Eshirch, Wandtafeln XX.)

man am Stengel einer dikotylen Pflanze in einer gewissen Entfernung übereinander an zwei entgegengesetzten Seiten einen Einschnitt bis in die Mitte des Stengels, wodurch also die Continuität sämtlicher Gefäße unterbrochen wird, so kommt der Strom des aufsteigenden Wassers zum Stillstand, wie man an dem raschen Welkwerden der Pflanze erkennt; nur wenn die Entfernung der beiden Einschnitte sehr beträchtlich ist, kann die Pflanze frisch bleiben, weil die Fibrovasalstränge auf längere Strecken meist etwas schief verlaufen, so daß eine größere Anzahl Gefäße trotz der Schnitte in ihrer Continuität nicht unterbrochen wird.

Für das Aufsteigen des Wassers kommen also die sogenannten Gefäße oder Tracheen hauptsächlich in Betracht. Darunter hat man sich todte hohle Röhren vorzustellen; dieselben enthalten nämlich keine lebenden Bestandteile, wir finden sie in der aufgeschnittenen Pflanze gewöhnlich ganz mit Luft erfüllt. Sie erstrecken sich ohne Unterbrechung durch die ganze Pflanze, und sind dabei so eng, daß man nur in seltenen Fällen schon mit unbewaffnetem Auge ihre Durchschnitte als feine Poren wahrnimmt, wie z. B. im Eichenholze. Sie stellen also in Wirklichkeit äußerst feine hohle Capillarröhren dar, welche zum Aufsteigen einer Flüssigkeitsäule tauglich erscheinen. Diese Apparate kommen nun auf folgende Weise zustande. In den jüngsten Pflanzenteilen sehen wir aus dem Meristem die Dauergewebe (S. 32) und also auch die Gefäßbündel hervorgehen. Die letzteren stellen anfangs ein Bündel sogenannter Procambiumzellen dar, d. h. Meristemzellen von langgestreckter Gestalt. Diese wandeln sich nach und nach in die verschiedenen Bestandteile des fertigen Gefäßbündels um. Dabei sehen wir, daß jedes Gefäß hervorgeht aus einer Reihe übereinanderstehender Procambiumzellen; es werden nämlich die Querscheidewände, mit denen dieselben an einander grenzen, aufgelöst, und der anfangs aus Protoplasma mit Zellkern bestehende Inhalt dieser Zellen vollständig resorbiert. Die allein stehenbleibenden Seitenmembranen sind dann zur Wand eines hohlen Rohres geworden. Die Querscheidewände verschwinden entweder vollständig oder werden in Form eines großen Loches oder mehrerer weiter Spalten durchbrochen. Die Gefäßwand bleibt immer im Verhältnis zur Weite des Gefäßes dünn; aber sie bekommt auf ihrer inneren Oberfläche eigentümliche Verstärkungen durch lokale Membranverdickungen. Diese stellen entweder an der Wand inwendig herumlaufende Ringe oder Spiralfasern oder leiterförmige oder netzförmige Verdickungsleisten oder endlich eine nur durch Lücken unterbrochene Verdickungsschicht dar. Die Pflanzenanatomie benennt hiernach die Gefäße als Ring-, Spiral-, Leiter-, Netz- und Lückengefäße (Fig. 27). Physiologisch haben wir in diesen Wandverdickungen Vorrichtungen zur Aussteifung der Gefäßwände und somit zur steten Offenhaltung des Innenraumes zu erkennen. Gleichzeitig tritt aber an diesen Wandverdickungen noch eine zweite für die Funktionierung der Gefäße wichtige Einrichtung hervor, nämlich die, daß diese Verdickungen eben nicht die ganze Gefäßwand bedecken, sondern daß zwischen den Ring-, Spiral-, Leiter- und Netzfasern



und an den Kuppeln die Gefäßwand äußerst dünn ist. Diese zahllosen über das ganze Gefäß verteilten unverdickten Stellen der Wände sind für Wasser leicht durchlässig, und durch sie hindurch wird in der That aus den umgebenden

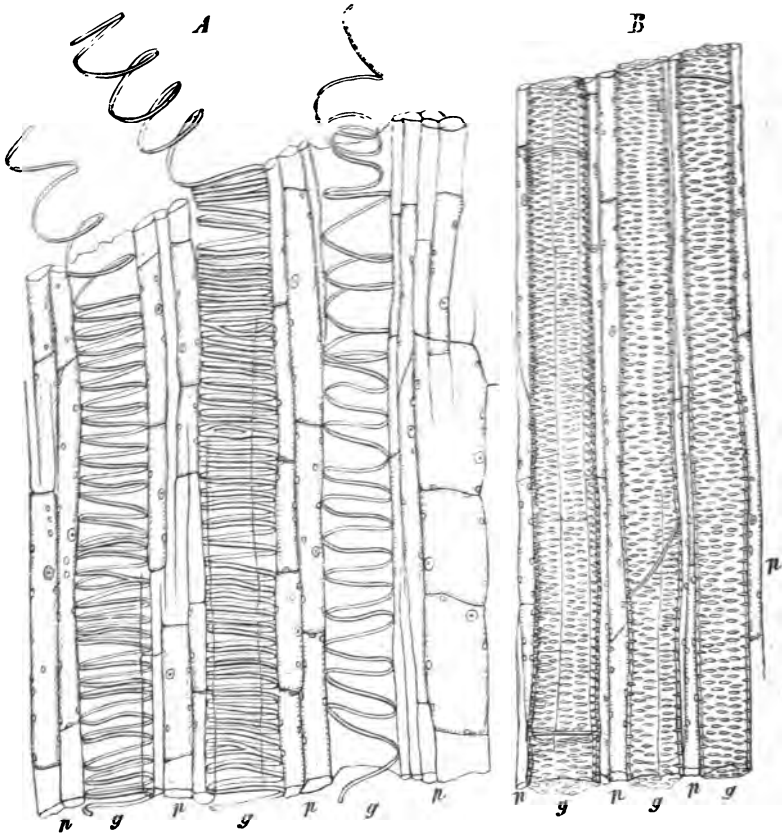


Fig. 27. Gefäße des Sonnenblumenstengels, in der Längsansicht.

A. Primordialgefäße (pg in Fig. 26), in der Form von Spiralgefäßen (g). An den Enden des Präparates ist die Spiralfaser, welche das Gefäßrohr inwendig auskleidet, durch den Schnitt herausgezerrt worden. Die Gefäße sind umgeben mit Parenchymzellen (p), welche Protoplasma, Zellkern und Safttraum enthalten und aus welchen Wasser in die Gefäße eingepreßt werden kann.

B. Gefäße aus der Partie des secundären Holzes (sh in Fig. 26), in der Form von Kuppelgefäßen (g). Ihre verdickte Membran ist getüpfelt, d. h. sie hat zahlreiche, wie Kuppel erscheinende dünne Stellen, welche das Einpressen von Wasser aus den hier ebenfalls das Gefäß umkleidenden Parenchymzellen (p) erleichtern.

Zellen Wasser in das Gefäß eingepreßt, woraus die oben betrachtete Druckkraft bei der Wasserbewegung resultiert. In der That finden wir jedes Gefäß direct umgeben von engen, dünnwandigen Parenchymzellen mit Protoplasma und Zell-saft, also von Zellen, welche ganz besonders zu diosmotischen Wirkungen befähigt sind (Fig. 27). Auch ist es sehr bemerkenswert, daß, wie namentlich bei den Leiter- und Netzgefäßen deutlich hervortritt, die dünnen Stellen der Gefäßwände genau mit den Ansaßstellen der benachbarten Parenchymzellen korrespondieren. Es sind eben die Durchtrittsstellen für das einzupressende Wasser. Somit ist nicht das Gefäß allein, sondern erst im Verein mit seinen umgebenden saft-führenden Parenchymzellen der Apparat, welcher als Wasserdruckwerk in der Pflanze fungiert. Selbstverständlich wird in den Saugwurzeln dieses Spiel immer unterhalten werden, indem die Parenchymzellen in der Umgebung der Gefäße immer neues Wasser aus der Wurzelrinde durch die aufsaugende Thätig-keit der Wurzelepidermis und der Wurzelhaare zugeführt erhalten. Nun ist aber wegen der leichten Durchlässigkeit der unverdickten Gefäßwandstellen auch umgekehrt eine diosmotische Einsaugung des im Gefäßrohre stehenden Wassers in die umgebenden Parenchymzellen möglich, wenn die letzteren noch nicht völlig mit Wasser gesättigt sein sollten, wie das in den von den Saugwurzeln ent-fernteren Theilen zutreffen wird. Wenn also Wasser in den Gefäßen theils durch die Druckkraft von unten, theils durch die Pumpwirkung der saugenden Blätter in eine gewisse Höhe gehoben ist, so kann es dort von den umgebenden Paren- chymzellen aufgenommen, durch diosmotische Saugung nach den nächst höheren Zellen fortgeleitet und durch die von den letzteren wiederum ausgeübte Druck- wirkung an einer abermals höheren Stelle wieder in das Gefäß hineingepreßt werden. Das Aufsteigen des Wassers würde also auch durch diese Kletter- bewegung befördert werden. Dagegen ist die Vorstellung unstatthaft, daß die Gefäßröhren die Aufwärtsbewegung des Wassers nach dem physikalischen Prin- zipe der Capillarität bewirken. Das Aufsteigen von Flüssigkeiten in Capillar- röhren ist nämlich an die Bedingung geknüpft, daß in denselben die Flüssigkeit einen continuierlichen Faden darstellt. Ist dies nicht der Fall, sondern ist dieser Faden durch Luftblasen unterbrochen, so entsteht eine sogenannte Samin'sche Kette in dem Capillarrohr, von welcher uns die Physik lehrt, daß sie der be- wegenden Capillarkraft einen bedeutenden Widerstand entgegensetzt. Nun ent- spricht aber die in einem Gefäße befindliche Wassersäule in der That einer Sa- min'schen Kette: die directe Beobachtung zeigt, daß sie von längeren und kürzeren Luftblasen unterbrochen ist, deren Vorhandensein sich erklärt sowohl aus der Saugwirkung der Blätter als auch aus der soeben betrachteten Kletterbewegung des Wassers. Die Capillarität der Gefäßröhren kommt also beim Saftsteigen nicht als bewegende, sondern nur als haltende Kraft in Betracht, insofern als die Bildung der Samin'schen Kette die Wassersäulchen in jeder beliebigen Höhe, auf welche sie durch die anderen Kräfte gebracht worden sind, zu tragen vermag, so daß ihr Gewicht sich nicht summieren und nach unten fortpflanzen kann.

Dieses Prinzip eines hohlen Rohres mit einer Umkleidung diosmotisch wirkender Parenchymzellen tritt uns thatächlich in allen für die Wasserbewegung bestimmten Geweben bei den verschiedensten Pflanzen entgegen. Bei den allermeisten Kräutern, namentlich da, wo die Festigung statt dem Holze, besonders Bastfaserconstruktionen übertragen ist, wie bei vielen Monokotylen (Fig. 10), und selbst in den jüngsten Trieben der Holzpflanzen, wo das Holz noch nicht ausgebildet ist, stellt der Fibrovasalstrang nur eine Gruppe von Gefäßen dar, die stets in einem oft stark entwickelten Mantel saftreicher enger Parenchymzellen eingeschlossen ist. Schon in sehr frühem Entwicklungszustande, wo das Wasserbedürfnis des Organes eintritt, erscheinen bereits die ersten Gefäße in demselben, und zwar sind dies ausnahmslos Ring- und Spiralgefäße. Diese eigentümliche Bildung ist in ihrer Zweckmäßigkeit leicht verständlich. Diese Gefäßform entsteht nämlich immer nur in derjenigen Jugendperiode des Pflanzenteils, in welcher derselbe noch im Wachsen begriffen ist. Da nun beim Wachsen das Gefäßrohr selbst noch mit sich ausdehnen muß, alle gewöhnlich verdichten Gefäßmembranen aber keines Flächenwachstums mehr fähig sind, gleichwohl aber auch diese Gefäße der Wandverdickungen zur Aussteifung ihres Innenraumes nicht entbehren können, so ist die einzige Verdickungsform, welche beiden Anforderungen gerecht wird, diejenige von Ringen oder von Spiralen, denn erstere brauchen bei der Streckung nur auseinanderzurücken, letztere nur in steilere Bindungen sich auseinanderzuziehen; dabei können also die dünnen Stellen der Gefäßwand, welche von den umgebenden wachstumsfähigen Parenchymzellen gebildet werden, ungestört mit dem ganzen Pflanzenteil in die Länge wachsen. Erst wenn der letztere sein Längenwachstum abgeschlossen hat, erscheinen im Gefäßbündel auch Netz-, Leiter- und Tüpfelgefäße, also Gefäße mit solchen Verdickungsformen, die, wenn sie einmal vorhanden, eine weitere Streckung nicht mehr erlauben.

Bei den größeren ditotylen Kräutern und den Holzpflanzen, wo ein Kreis solcher Gefäßbündel allmählich zu einem Holzringe für Festigungszwecke erstarrt, besteht zwar die Hauptmasse dieses secundären Holzes aus den eigentlichen Holz- oder Libriformfasern, die wir oben als mechanisch wirkende Elemente kennen gelernt haben. Aber auch dieses secundäre Holz, welches bei den Bäumen alljährlich durch einen neuen Jahresring vergrößert wird, ist überall von zerstreut oder in Gruppen stehenden Gefäßen der Länge nach durchzogen, die namentlich im Frühjahrsholze jedes Jahresringes in größter Anzahl und in größter Weite sich finden (Fig. 7 C u. 26.). Alle diese Gefäße, die hier immer als Tüpfelgefäße ausgebildet sind, besitzen ebenfalls eine Umkleidung von Parenchymzellen, mit deren Ansatzflächen immer die Tüpfelung der Gefäßwand correspondiert (Fig. 27 B), und die auch hier die Druck- und Saugapparate für die Wasserbewegung im Gefäßrohre darstellen. Diese Parenchymzellen, deren Membranen hier übrigens gleich den anderen Bestandteilen des Holzes verholzt sind, kennt die Anatomie unter dem Namen Holzparenchym. Es stellt kleinere und größere unregelmäßige Gruppen dar, welche in der Längsrichtung im Holze in

Begleitung der Gefäße sich hinziehen. Sie haben übrigens noch eine zweite Aufgabe, nämlich die während des Winters zur Aufspeicherung des Reservestärke-  
mehls im Holze zu dienen.

Bei den Coniferen fehlen im secundären Holze die Gefäße; nur das pri-

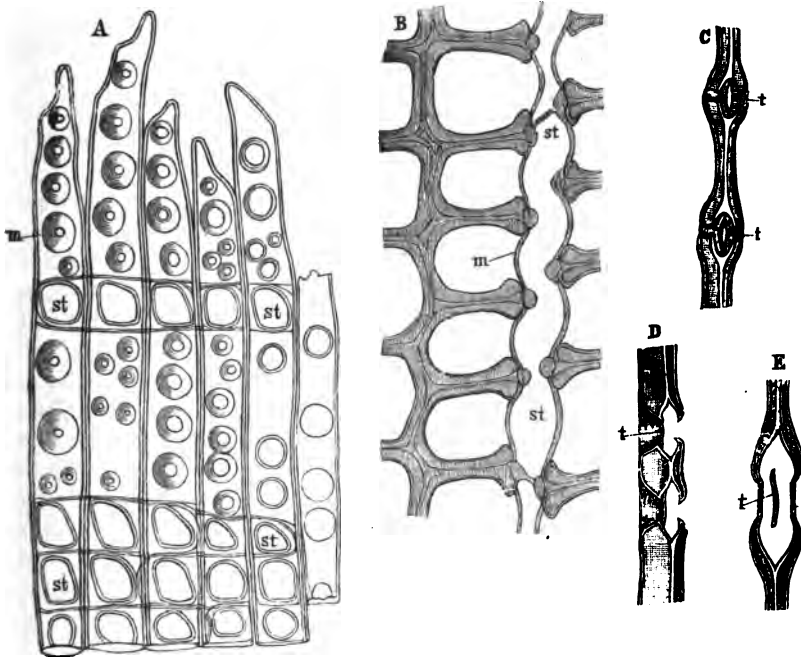


Fig. 28. Tracheiden aus dem Holz der Kiefer.

A. Radialer Längsschnitt durch das Holz. Die Tracheiden, oben mit ihren Enden, zeigen auf den radialen Seitenwänden die großen Hofstüpfel. st st die Zellen von Markstrahlen, welche horizontal in radialer Richtung zwischen den Tracheiden stehen. 300fach vergrößert.

B. Stück eines Querschnittes durch das Holz, zeigt eine Reihe von Tracheiden, die an einen Markstrahl st st angrenzen; jede Tracheide hat daselbst einen großen einseitigen Hofstüpfel, indem die Markstrahlzelle keinen Kämpel bildet, sondern ihre dünne Membran m als Schließhaut des breiten Kämpels der Tracheide fungiert; 350fach vergrößert.

C. Die zweiseitigen Hofstüpfel zwischen den Tracheiden im Längsschnitt; durch die Mitte des Hofraumes geht die in der Mitte etwas verdickte Schließhaut (Lorus); 570fach vergrößert.

D. Derselbe Schnitt von der Edelkiefer; der Lorus im Kämpelhofe zeigt sich wie ein Klappenventil der Hofwand des linken Kämpels anliegend; 600fach vergrößert.

E. Dasselbe von der Kiefer; der Lorus liegt in der Mitte des Kämpelhofes; 500fach vergrößert. Nach Russow.

märe Bündel von Ring- und Spiralgefäßen in den jungen Sprossen ist auch hier vorhanden. Das Holz selbst aber besteht hier nur aus gleichartigen Holzzellen, jedoch von eigentümlicher Art; man nennt dieselben Tracheiden. Hier ist durch eine besondere Construction die Wasserleitungs- und Festigungsfunktion, die bei den Laubhölzern auf zweierlei Organe verteilt ist, in einer und derselben Zelle vereinigt. Auch bei vielen Laubhölzern finden wir ähnliche Tracheiden, die sich hier mit den Gefäßen in die Rolle der Wasserleitung teilen; bei den Nadelhölzern besorgen sie dieselbe allein, und hier haben sie eine charakteristische Organisation. Ihre Membranen sind zwar dick genug, um zur Festigung zu dienen, aber minder dick als die Libriformfasern, so daß die Zelle einen für die Wasserbewegung genügenden Hohlraum besitzt; nur im Herbstholz sind die Tracheiden enger und dickwandiger. Jede Tracheide besitzt auf denjenigen beiden Längswänden, welche in radialer Richtung stehen, die sogenannten Hof-tüpfel, welche genau an denselben Stellen wie die gleichen Organe der Nachbar-Tracheide sich befinden, also Communicationen von einer Zelle zur andern darstellen (Fig. 28). In das Innere der beiden Tracheiden mündet ein solcher Tüpfel mit einem engen Porus, aber zwischen beiden Tüpfeln liegt ein weiter linsenförmiger Raum, der Hofraum, welcher in der Mitte quer durch in zwei Hälften getrennt ist durch die ursprüngliche dünne Membran der beiden Zellen, die Schließhaut. Die letztere ist nicht verholzt und besonders an ihren Rändern sehr dünn und also wahrscheinlich äußerst leicht permeabel für Wasser; nur der Mittelpunkt der Schließhaut, welcher gerade auf den Tüpfel zu liegen kommen würde, wenn sich jene der einen Hofwand anlegte, ist etwas dicker (der sogenannte Torus). Es muß wohl angenommen werden, daß, wenn infolge der von den Blättern ausgeübten Saugung in den oberen Tracheiden negativer Luftdruck entsteht, das Wasser aus den tiefer unten befindlichen Tracheiden von einer zur andern, also in Schlangenlinien nach oben gepumpt wird, wobei es die leicht durchlässigen Schließhäute der Tüpfel passiert. Ob diese Schließhäute noch eine besondere Rolle als Klappenventile zum einseitigen Tüpfelverschluß im unverletzten Holze spielen, und welche Bedeutung dieser Mechanismus bei der Wasserbewegung haben würde, ist noch nicht erwiesen. Aber auch die Tracheiden der Coniferen stehen zum teil mit diosmotisch wirksamen Parenchymzellen im Verbande, welche Wasser in die ersteren zu drücken im stande sein könnten. Es sind dies diejenigen Zellen, aus denen die Markstrahlen bestehen. Man versteht darunter Streifen von Parenchymgewebe, welche in großer Anzahl den Holzkörper geradlinig in radialer Richtung durchsetzen und bis an die Cambiumschicht reichen (Fig. 7 C.). Sie sind in jedem Holze, bei Laub- wie Nadelhölzern vorhanden, bei letzteren stellen sie oft die einzigen diosmotisch wirksamen Parenchymzellen des Holzes dar. Sie zeichnen sich durch dünne Membranen und einen protoplasmatischen Inhalt aus. Die Tracheiden haben auch auf den an die Markstrahlzellen grenzenden Wänden Tüpfel, aber einseitige Hof-tüpfel, indem nur an der Seite der Tracheide ein in die letztere mündender Hofraum ist, also

die Schließhaut desselben von der dünnen Membran der Markstrahlzelle gebildet wird (Fig. 28 B); durch die letztere scheint durch osmotischen Druck Wasser aus der Markstrahlzelle in die Tracheide gepreßt werden zu können. Übrigens haben auch die Markstrahlen noch die Nebenaufgabe, zur Aufspeicherung von Stärkemehl während des Winters zu dienen.

Im Holzkörper der Bäume ist derjenige Teil, den man das Kernholz nennt, an der Wasserleitung gar nicht oder sehr wenig beteiligt; diese Rolle kommt vielmehr hauptsächlich dem Splint zu (S. 94). Der letztere umfaßt die durch hellere Farbe gekennzeichneten, dem Cambiumring zunächst liegenden jüngsten Jahresringe, der innere Teil des Holzkörpers stellt das etwas dunkler gefärbte Kernholz dar. Durchsägt man an einem Baumstamme den Splint in Form eines ringförmigen Einschnittes, so tritt sehr schnelles Welken der Baumkrone ein. Die Leitungsunfähigkeit des Kernholzes erklärt sich leicht aus seiner anatomischen Veränderung: die Umwandlung des Splint- in das Kernholz ist allgemein begleitet von einer eigentümlichen Verstopfung der Hohlräume der Gefäße und Tracheiden, wodurch diese unwegsam für Wasser werden. Die Natur hat zwei Mittel, um diese Verstopfungen herzustellen. Bei vielen Bäumen schwitzt, wahrscheinlich durch eine Thätigkeit der das Gefäß umgebenden Parenchymzellen, eine zähe gummiartige Substanz aus der Gefäßwand aus, welche sich zu förmlichen Pfropfen im Gefäßrohr ansammelt. Bei anderen Bäumen werden die Gefäße durch die sogenannten Tyllen verschlossen. Das sind wirkliche Zellen, welche sich im Innern des Gefäßes bilden und durch welche dasselbe vollständig zuwächst. Ihre Bildung geht von den umgebenden Parenchymzellen aus, deren Membranen, soweit sie die Kuppel des Gefäßes verschließen, plötzliche Wachstumsenergie annehmen, sich ins Innere des Gefäßes einstülpen und daselbst zu großen Blasen sich solange erweitern, bis sie gegenseitig aneinander stoßen. Die Beschränkung der Wasserleitung auf die jüngsten Teile des Holzkörpers hängt auch mit der oben besprochenen Communication der Gefäße der Blätter mit denjenigen des jeweils jüngsten Jahresringes zusammen (S. 94).

## 2. Kapitel.

### Die Nährstoffe.

Diejenigen Stoffe, welche in ihrer Gesamtheit der Pflanze dargeboten sein müssen, damit dieselbe bei Erfüllung aller übrigen Lebensbedingungen zu normaler Entwicklung gelange, nennen wir die Nährstoffe der Pflanze. Man kann zunächst fragen, um welche chemischen Elemente es sich hierbei handelt. Das können wir aber nicht ohne weiteres aus der chemischen Analyse des erwachsenen Pflanzentkörpers ersehen, denn von den in diesem sich findenden Elementen könnte eines oder das andere für die Pflanze ganz entbehrlich sein und seinen Weg in dieselbe nur deshalb gefunden haben, weil es ihr zufällig mit den eigentlichen Nährstoffen zusammen dargeboten war. Die Entscheidung darüber, welche Elemente die echten Nährstoffe der Pflanze ausmachen, erheischt

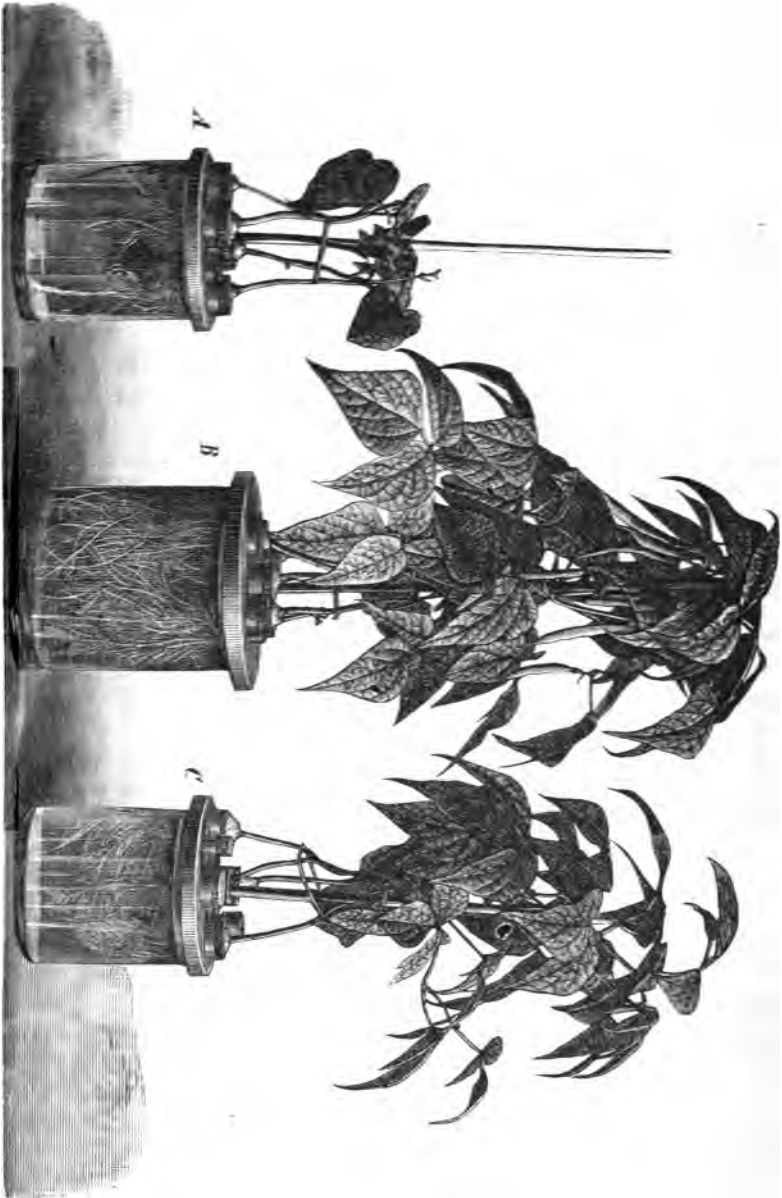


Fig. 29. Die Methode der Wasserkultur.

*Phaseolus vulgaris* in Normal-Stickstoffung (mit allen mineralischen Stoffsalzen), aber in A ohne Stickstoff, in B mit Nitrat, in C mit Ammoniasalz. Nach einer nach der Natur aufgenommenen Photographie.

daher eine nähere Überlegung oder eine Anstellung besonderer Versuche. Als selbstverständlich unentbehrlich für die Ernährung werden wir die Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff bezeichnen müssen, weil sie zur Constitution der organischen Verbindungen, also der eigentlichen vegetabilischen Stoffe gehören, ohne welche eine Pflanze überhaupt undenkbar ist. Bezüglich der übrigen Elemente, welche in den Pflanzenaschen vorzukommen pflegen, läßt sich auf theoretischem Wege nichts über die Bedeutung für die Pflanze sagen, und wir müssen hier den Versuch entscheiden lassen. Es geschieht dies durch Ernährung der Pflanze mit künstlichen Nährstoffgemischen, die wir nach unserer Willkür zusammensetzen können. Man bedient sich hierzu besonders der sogenannten Wasserkulturen, indem man der Pflanze den Erdboden durch Wasser ersetzt, in welchem man beliebige solche Salze, die in den Pflanzenaschen vorkommen, auflösen kann. Oder man stellt Sandkulturen an, indem man die Kulturgefäße mit reinem, geglühten und gewaschenen weißen Quarzsand füllt, den man begießt mit nach Belieben hergestellten Lösungen von Nährsalzen in Wasser. Solche chemisch reine Versuche gestatten also ein bestimmtes Element auszuschließen, während alle übrigen Aschebestandteile gegeben sind. Macht man dazu eben solche Parallelversuche, zu welchen das betreffende Element zugesetzt worden ist, so ergiebt der Erfolg, ob das letztere eine Bedeutung für die Ernährung hat oder nicht. Es ist für die betreffende Pflanzenspezies bedeutungslos, also entbehrlich, wenn beide Culturen jederzeit völlig gleich sich entwickeln. Wenn dagegen in den Culturen, wo das fragliche Element fehlt, die Pflanzen sich regelmäßig abnorm entwickeln und nicht gedeihen, so muß demselben eine unentbehrliche Rolle zugeschrieben werden. Auf diesem Wege haben wir nun die Reihe der für die Pflanzenernährung erforderlichen Elemente vervollständigen können; sie beschränkt sich auf folgende zehn Elemente: Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen. Fraglich ist es noch, ob nicht auch das Chlor mit in diese Reihe aufgenommen werden muß; und betreffs des Siliciums, das jedenfalls für die große Mehrzahl der Pflanzen entbehrlich ist, ist nicht ausgeschlossen, daß es wenigstens für einige Pflanzen eine wirkliche Bedeutung hat. Nur die Pilze machen davon insofern eine Ausnahme, als bei ihnen einige der zu den Aschebestandteilen gehörigen Elemente entbehrlich oder durch andere nahe verwandte Elemente vertretbar sind, worüber unten das Nähere zu sagen sein wird.

Es folgt schon aus dem Begriff der Unentbehrlichkeit, daß, wenn im Ackerboden nur ein einziges dieser Elemente fehlt oder in ungeeigneter Form gegeben ist, die gedeihliche Entwicklung der Pflanze verhindert wird und daß in diesem Falle also die anderen Nährstoffe, auch wenn sie in reichlicher Menge geboten sind, ohne Erfolg bleiben müssen. Ebenso selbstverständlich und durch Versuche nachweisbar ist es, daß das Gedeihen der Pflanzen davon abhängig ist, daß alle genannten Nährstoffe in der für den Bedarf der Pflanze hinreichenden Menge vorhanden sind. Mit anderen Worten: es wird immer derjenige



Nährstoff, welcher in der für die Bedürfnisse der betreffenden Pflanze am wenigsten genügenden Menge vorhanden ist, die Pflanzenentwicklung insofern beherrschen, als durch eine Vermehrung dieses einzigen Stoffes im Ackerboden die Entwicklung der betreffenden Kulturpflanze gehoben werden kann solange, bis dieser Stoff in der Reihe der notwendigen Nährstoffe nicht mehr im Minimum vorhanden ist (Gesetz des Minimums).

Eine wichtige Aufgabe der Ernährungslehre ist es, nachzuweisen, in welchen chemischen Formen die für die Ernährung nötigen Elemente von der Pflanze beansprucht werden, beziehentlich welchen Nährwert die verschiedenen Stoffformen besitzen, in denen jene von der Pflanze aufgenommen werden können. Von den genannten Elementen steht nämlich außer dem Sauerstoff und Stickstoff keines als unverbundenes Element in der Natur der Pflanze zur Verfügung, und auch diese beiden kommen zugleich als Verbindungen vor. Auch muß ein Stoff, um für die Pflanze aufnehmbar zu sein, tropfbarflüssigen oder gasförmigen Aggregatzustand haben, weil die Membranen der Zellen nur für Stoffe dieser Art durchbringbar sind; feste Körper, und wenn sie in der denkbar feinsten pulverförmigen Zerkleinerung gegeben wären, können als solche nicht von der Pflanze aufgenommen werden. Wir dürfen daher nur solche Körper als direkte Pflanzennahrung ansehen, welche entweder Gase sind oder im Wasser sich auflösen können. Indessen werden wir auch die Fähigkeit der Pflanze kennen lernen, mittels eigentümlicher Stoffe, die sie an gewissen Organen ausscheidet, z. B. an den Wurzelhaaren, an den fleischverdaulichen Drüsen der insektenfressenden Pflanzen und an den Myceliumfäden zahlreicher Pilze, gewisse feste Körper in einen löslichen Zustand umzuwandeln und dadurch aufnehmbar zu machen.

Daher ist die Frage zu beantworten, ob die Nährstoffe als Elemente oder als Verbindungen und als was für Verbindungen für die Ernährung tauglich sind.

Diejenigen Nährelemente, welche zur Erzeugung der vegetabilischen organischen Stoffe der Pflanze dienen, wie Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel, werden von den meisten Pflanzen als anorganische Verbindungen, jedenfalls in einer anderen Form aufgenommen, als wie sie in der Pflanze wieder zum Vorschein kommen. Diese Nahrungsmittel müssen daher in der Pflanze zunächst chemischen Zersetzungen oder Umwandlungen unterworfen werden, um die Form des vegetabilischen Stoffes anzunehmen. Wir nennen diese Vorgänge generell die Assimilation und werden also bei den einzelnen der soeben genannten fünf organogenen Elemente zugleich auch von deren Assimilation zu reden haben.

Im Folgenden betrachten wir nun die soeben aufgezählten Elemente im einzelnen, sowohl nach der chemischen Form, in welcher sie von der Pflanze beansprucht und aufgenommen werden, als auch nach der Bedeutung, die sie für den Aufbau und die Lebensthätigkeit der Pflanze haben, soweit als dies bis jetzt ermittelt ist.

## I. Die Elemente der verbrennlichen Substanz, Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff.

Bis zum Anfange unseres Jahrhunderts ging die Meinung der Naturforscher dahin, daß die Pflanzenwelt ihre Nahrung ausschließlich aus dem Erdboden erhalte und daß sie sich hauptsächlich aus den organischen Substanzen des Humus und Moders, also aus den festen Überresten der zugrunde gegangenen Lebewelt, wieder aufbaue. Daran war allerdings die damalige ungenügende Kenntnis der Elementarstoffe der Körperwelt, der Luft und des Wassers zum Teil schuld. Als aber im Jahre 1804 durch Saussure's Versuche festgestellt wurde, daß grüne Pflanzen aus der Luft Kohlenäure aufnehmen und daraus unter Ausscheidung von Sauerstoffgas organische Nährstoffe bilden, brach sich die Ansicht immer mehr Bahn, daß im Gegenteil erst die letzten Zersetzungsprodukte organischer Materie, die bereits anorganische Form angenommen haben, wie Kohlenäure und Wasser, Ammoniak, Salpetersäure und wohl gar freies Stickstoffgas die eigentlichen Nahrungsmittel der Pflanzen seien, wiewohl man bezüglich des letzteren erst in der allerjüngsten Zeit diesen Beweis hat liefern können. Die natürliche Folge war, daß man den organischen Stoffen die Bedeutung von direkten Nahrungsmitteln absprechen zu müssen glaubte. Saussure hatte zwar noch die Meinung vertreten, daß neben der Kohlenäure der Luft doch auch der Humus des Erdbodens den Pflanzen Kohlenstoff liefere, und von landwirtschaftlicher Seite hat namentlich Thaer die nach ihm genannte Humustheorie für Geltung gemacht, wonach der Humus das hauptsächlichste Pflanzennahrungsmittel darstellt. Dahingegen vertraten Liebig und seine zahlreichen Anhänger die Ansicht, daß Kohlenäure, Wasser, Ammoniak, Salpetersäure die eigentlichen Nahrungsmittel der Pflanzen sind und daß die organischen Körper und besonders der Humus nur insofern für die Pflanzenernährung Bedeutung haben, als sie bei ihrer Zersetzung in jene anorganischen Verbindungen übergehen. Auch die Pflanzenphysiologen neigten mehr oder weniger entschieden zu dieser Ansicht, zumal seitdem es ihnen mittels der oben erwähnten Wasserkulturen gelungen war, nachzuweisen, daß die grünen Pflanzen aus den genannten anorganischen Verbindungen allein ihre kohlen- und stickstoffhaltigen Bestandteile erzeugen können. Schon immer war es aber in der Physiologie ausgemacht, daß alle chlorophylllosen Pflanzen, wie die Pilze und mehrere nicht grüne Phanerogamen, ihren Kohlenstoffbedarf nicht der Kohlenäure entlehnen können, sondern organischer Verbindungen, beziehentlich des Humus als Nahrungsmittel notwendig bedürfen. Späterhin und besonders in der jüngsten ist Zeit durch meine Untersuchungen festgestellt worden, daß auch grüne Pflanzen von der Ernährung mit organischen Verbindungen, insbesondere mit Humus, Vorteil ziehen oder zum Teil vielleicht sogar notwendig darauf angewiesen sind, so daß wir jetzt schon soweit gekommen sind, die alte Humustheorie zum Teil wieder in ihr Recht einzusetzen, wie aus dem Nachstehenden näher ersichtlich sein wird.

### 1. Kohlensäure und Wasser als Nahrungsmittel der chlorophyllhaltigen Pflanzen.

In den mit Chlorophyll versehenen Pflanzenzellen findet, wenn ihnen Kohlensäure und Wasser zur Verfügung stehen, unter dem Einflusse des Lichtes eine Assimilation dieser Stoffe zu organischen Verbindungen statt. Dieser Prozeß genügt auch für die meisten grünen Pflanzen, um ihnen allen den Kohlenstoff zuzuführen, welcher zu ihrer vollständigen Entwicklung und Samenproduktion notwendig ist. Kohlensäure und Wasser sind daher für diese Pflanzen echte Nahrungsmittel. Beide Stoffe stehen in der Natur auch überall den Pflanzen zur Verfügung; insbesondere ist Kohlensäure gasförmig in der Atmosphäre in wechselnden Mengen (0,04 bis 0,06 pCt.) enthalten und findet sich auch aufgelöst in allen Gewässern und im Erdboden. Dafür, daß die grünen Pflanzen sich mit Kohlensäure ernähren können, besitzen wir folgende Beweise: 1. Wenn man diese Pflanzen von ihrer Keimung an kultiviert nach der oben erwähnten Methode der künstlichen Ernährung mit Nährstofflösungen in Wasser oder in geglühtem Sand, wo ihnen keine einzige Kohlenstoffquelle weiter als die Kohlensäure der Luft zur Verfügung steht, so kommen sie, wenn im übrigen die Bedingungen für sie günstig sind, zu guter Entwicklung und reichlicher Samenproduktion, wobei der Kohlenstoffgehalt der Ernte gegen denjenigen des ausgesäeten Samens um das Vielfältige sich vermehrt (s. Fig. 29). Solche Versuche lassen sich erfolgreich mit Getreide, Buchweizen, Bohnen, Erbsen etc., ja selbst mit Holzpflanzen anstellen. 2. Jeder Boden, welcher eine Vegetation trägt, bereichert sich an Humus, also an organischen Kohlenstoffverbindungen, welche von den Pflanzen, die auf ihm wachsen, herrühren. Der Erdboden, der ursprünglich nur aus mineralischen Produkten besteht, erhält überhaupt seinen Humus erst aus den Resten von Pflanzen, die auf ihm wachsen; und auch die reichen Humus- und Kohlenstoffansammlungen, welchen wir im Torf und in den Kohlenlagern begegnen, sind aus pflanzlichen Körpern entstanden. Unsere Kulturböden bereichern sich sogar dann an Humus, wenn die Hauptmasse der daselbst gewachsenen Pflanzen abgeerntet wird und nur die Wurzeln und Stoppeln zur Humusbildung zurückbleiben. Diese Bereicherung des Bodens an Humus wäre undenkbar, wenn die Pflanzen denselben immer wieder zur Nahrung haben müßten und nicht aus Kohlensäure der Luft selbst das Material schüßen, aus welchem der Humus erst entsteht. 3. Man kann an allen grünen Pflanzenteilen durch das Experiment nachweisen, daß, wenn sie mit gewöhnlicher Luft in ein Gefäß eingeschlossen sind und am Lichte stehen, diese Luft Kohlensäure verliert und dafür an Sauerstoff sich bereichert. Diese Pflanzenteile nehmen mithin Kohlensäure aus der Luft auf und geben dafür Sauerstoffgas zurück. Das letztere stammt also her aus der aufgenommenen Kohlensäure, welche in der Pflanze so zerlegt wird, daß unter Zurückbehaltung des Kohlenstoffes der Sauerstoff entweicht. Wenn man grüne Wasserpflanzen oder auch andere grüne Pflanzenteile unter

Wasser hält und ins Sonnenlicht stellt, so kann man direkt Gasblasen immerfort, besonders aus der Schnittstelle des Pflanzenteiles entweichen sehen, die, wenn sie aufgefangen und geprüft werden, sich als fast reines Sauerstoffgas erweisen, welches aber meist mit ein wenig Stickstoffgas vermengt ist. Das letztere ist in der von der Pflanze absorbierten Luft mit enthalten gewesen und unverarbeitet wieder abgegeben worden. Auch wenn man grüne Blätter von Landpflanzen luftdicht in ein Glasgefäß einschließt, welches man mit einem künstlich hergestellten völlig sauerstofffreien Luftgemisch, z. B. mit Wasserstoff und Kohlensäure füllt, so läßt sich mittels empfindlicher Reagentien auf Sauerstoff nachweisen, daß dieses Gas von der Pflanze ausgeschieden wird, sobald man Licht auf die in dem Glasgefäße befindlichen Blätter fallen läßt. Die Landpflanzen absorbieren also mit ihren grünen Blättern aus der Atmosphäre gasförmige Kohlensäure, während die im Wasser lebenden grünen Vegetabilien die in diesem aufgelöste Kohlensäure und kohlensauerer Salze zu ihrer Ernährung aufnehmen.

Der hier beschriebene Gasaustausch, welcher zwischen allen grünen Pflanzen und ihrer Umgebung stattfindet, und den wir die Assimilation der Kohlensäure nennen wollen, ist also ein Ernährungsvorgang, der die Pflanze mit Kohlenstoff bereichert. Etwas wesentlich davon verschiedenes ist ein anderer Gasaustausch, den die Pflanze ebenfalls mit ihrer Umgebung unterhält: eine Aufnahme von Sauerstoff und gleichzeitige Aushauchung von Kohlensäure. Dies ist der mit dem gleichnamigen Vorgange am tierischen Organismus genau zusammenfallende Prozeß der Atmung, den wir, da er kein Ernährungsvorgang ist, auch an dieser Stelle nicht näher besprechen. Es sei hier nur erwähnt, daß dieser als Atmung bezeichnete Gaswechsel von allen lebenden Pflanzenteilen ohne Rücksicht auf ihren Chlorophyllgehalt, und gleichgültig ob die Teile im Lichte oder im Dunkeln sich befinden, als ein allgemeiner Lebensact stattfindet, und daß er an den grünen Teilen im Lichte eben nur deshalb nicht zum Vorschein kommt, weil er hier durch den ihm gerade entgegengesetzten Prozeß der Kohlensäure-Assimilation weitaus übertroffen wird, während er sehr wohl auch hier nachweisbar ist, sobald diese Teile sich im Dunkeln befinden, wo die Kohlensäure-Assimilation aufhört.

Dadurch, daß die grüne Pflanzenwelt Kohlensäure verbraucht und Sauerstoff erzeugt, tritt sie in einen Gegensatz zu allen chlorophyllfreien Lebewesen, also vor allem zur Tierwelt und zu den relativ wenigen chlorophyllfreien Pflanzen. Denn bei allen diesen herrscht eben der gerade entgegengesetzte als Atmung bezeichnete Gaswechsel: sie verbrauchen Sauerstoff und producieren Kohlensäure. In diesem Antagonismus liefern sich die beiden großen organischen Reiche auf unserer Erde gegenseitig ihre Bedürfnisse, und so ist keines ohne das andere existenzfähig, indem der Kohlenstoff und der Sauerstoff zwischen beiden in einem ewigen Kreislauf sich befinden, und in der atmosphärischen Luft Kohlensäure und Sauerstoff immer im Gleichgewicht erhalten werden.

Das Organ der Pflanze, welches Kohlensäure und Wasser zu organi-

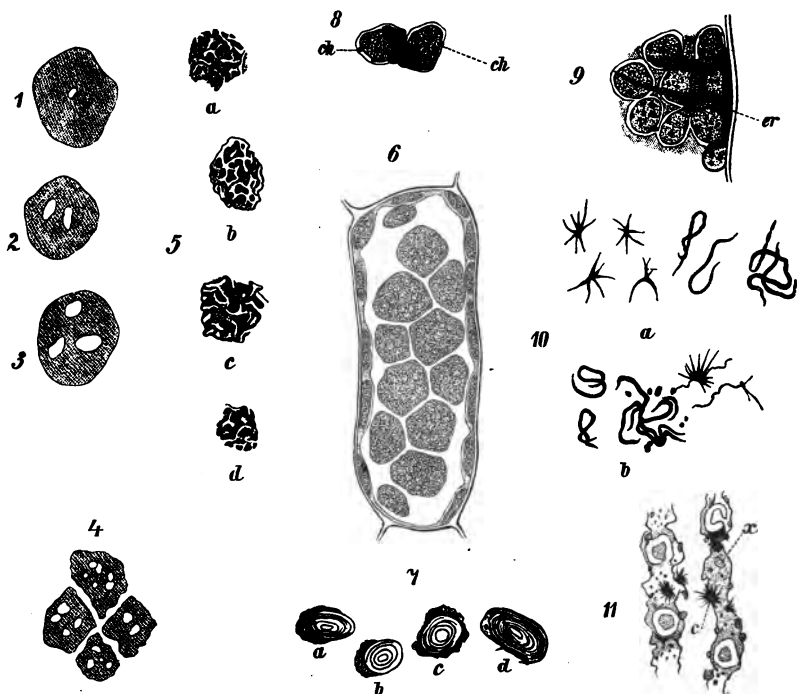


Fig. 30. Das Chlorophyllkorn.

In den Zellen liegen die Chlorophyllkörner in einer Schicht in dem Protoplasma, welches die Zellwand innen bekleidet, als flache Scheiben, ohne sich direkt zu berühren, wie Fig. 6 zeigt. Die farblose Grundmasse jedes Chlorophyllkornes weist bei sehr starker Vergrößerung eine schwammartige Structur auf, wie in Fig. 5 a—d an kleinen Stücken eines Kornes ausgeführt ist. Im Lichte entstehen innerhalb der Chlorophyllkörner kleine Stärkekörnchen (Assimilationsstärke), die mit längerer Dauer größer und zahlreicher werden, wie dies aufeinanderfolgend in 1 bis 4 dargestellt ist.

Durch Salzsäure verändert sich der grüne Chlorophyllfarbstoff, es entsteht daraus Chlorophyllan, welches in Form brauner Kröpfchen aus den Chlorophyllkörnern auschwitzt, wie ch in Fig. 8 u. 9 zeigt; oft bildet dasselbe auch braune Nadeln oder Fäden, wie solche in Fig. 10 a u. b dargestellt sind. Bisweilen bildet sich neben Chlorophyllan auch das in großen blutroten Blättchen auftretende Erythrophyll (9er). In 11 sind einige Chlorophyllbänder von Spirogyra mit Salzsäure behandelt dargestellt, bei c Chlorophyllan-Nadeln, bei x ein gelber Tropfen von Xanthophyll, welches mit dem Chlorophyll gemengt war. In 7 sind einige Stärkekörnchen aus Kartoffelknollen dargestellt, an denen Partien des die Stärkekörner einhüllenden Protoplasmas ergrünt sind, wie es bei grün werdenden Kartoffelknollen geschieht, d zeigt ein solches Korn in Salzsäure, wodurch auch Chlorophyllan aus dem Chlorophyll entstanden ist.

(Frank u. Schirch, Wandtafeln XIV.)

ischem Material zu verarbeiten befähigt ist, ist einzig und allein das mit Chlorophyll behaftete Protoplasma. Dieses ist der Farbstoff, der das Grün der Pflanzen bedingt. Derselbe haftet immer am Protoplasma der Zelle, jedoch sind fast ausnahmslos nur besonders geformte Partien desselben damit gefärbt: bei den meisten Pflanzen sind dies die Chlorophyllkörner, d. s. in großer Anzahl in der Zelle enthaltene runde grüne Körperchen, die weniger Körnerform als vielmehr runde flache Scheiben darstellen und gewöhnlich in einer einfachen Schicht im wandständigen Protoplasma nebeneinander liegen, so daß jedes mit seiner ganzen Fläche der Außenseite der Zelle zugekehrt ist und so dem Lichte am vollständigsten sich darbietet (Fig. 30). Daß diese Organe auch ihre Stellung in der Zelle verändern können, je nach den Beleuchtungsverhältnissen, haben wir oben bei der Bewegung des Protoplasmas kennen gelernt (S. 13). Nur bei manchen Algen haben die Chlorophyllkörper andere Formen, z. B. diejenige von Platten oder Bändern, die unter der Zellhaut in Spiralförmigkeit um die Zelle gewunden und dadurch auch vorteilhaft dem Lichte exponiert sind. Der grüne Farbstoff ist mit der protoplasmatischen Grundsubstanz dieser Körper innig verbunden, als wäre er darin aufgelöst; durch Alkohol, Äther, Benzol u. dergl. kann man ihn aber daraus lösen und extrahieren, wobei die protoplasmatische Grundsubstanz farblos zurückbleibt. Die chlorophyllhaltigen Zellen finden wir nur an solchen Pflanzenteilen, welche dem Lichte zugänglich, und auch hier sind sie immer so angeordnet, daß ihnen der größte Lichtgenuß zu teil wird. Ihr Hauptsitz sind die grünen Blätter, die als meist dünne, aber frei ausgebreitete Gebilde hierzu auch am besten taugen, und die wir daher als die wichtigsten Assimilationsorgane zu betrachten haben. Von der Zahl und der Größe der Blätter, die einer Pflanze zur Verfügung stehen, wird die Ausgiebigkeit ihrer Assimilation abhängen. Wenn wir von der Oberhaut des Blattes, welche bei den Landpflanzen kein Chlorophyll enthält, und von den die Blattfläche durchziehenden Rippen und Adern, welche nur die Zu- und Ableitungswege der Stoffe des Blattes darstellen, absehen, so besteht das ganze übrige Gewebe aus lauter chlorophyllhaltigen Zellen, zwischen denen ein zusammenhängendes System lufthaltiger Interzellulargänge sich verbreitet; wir nennen es Mesophyll. (S. 74.) In sehr langen und schmalen oder in dünnen nadelartigen oder in fein zerteilten Blättern, wo das Licht von allen Seiten Zutritt hat, besitzt das Mesophyll meist auch ringsum gleiche Structur. Aber in breiten flächenförmigen Blättern besteht es an der oberen oder Lichtseite aus langen, schmalen, parallel nebeneinander und rechtwinklig gegen die Oberfläche gestellten, sehr chlorophyllreichen Zellen (Palissadengewebe), wo also das Licht, da das Blatt durch Transversalheliotropismus (S. 61) sich immer rechtwinklig gegen das Licht kehrt, der Länge nach durch diese Zellen fallen muß. Die untere oder Schattenseite eines solchen Blattes zeigt dagegen mehr isodiametrische, chlorophyllärmere und nur locker zusammenhängende Zellen mit sehr großen Interzellulargängen (Schwamm-

parenchym). Wenn Stengel chlorophyllführende Zellen besitzen, dann liegen diese immer unmittelbar oder nahe unter der Epidermis in der äußeren Rinde als eine ringsum gehende Schicht, oder in einzelnen Streifen, die durch mechanische Zellen (S. 24, Fig. 10) von einander getrennt sind.

Der Beweis dafür, daß die Kohlensäure-Affimilation durch das chlorophyllhaltige Protoplasma erfolgt, liegt in der Beobachtung, daß an allen Pflanzenteilen, in denen Chlorophyll vorhanden, die Ausscheidung von Sauerstoff im Lichte eintritt, und überall dort unterbleibt, wo es fehlt. Jeder Pflanzenteil, der frei von Chlorophyll ist, wie keimende Samen, Wurzeln, Knollen, Zwiebeln, Baumknospen, desgleichen auch alle Pflanzenteile, welche normal Chlorophyll besitzen, aber an der Bildung desselben verhindert waren, z. B. durch

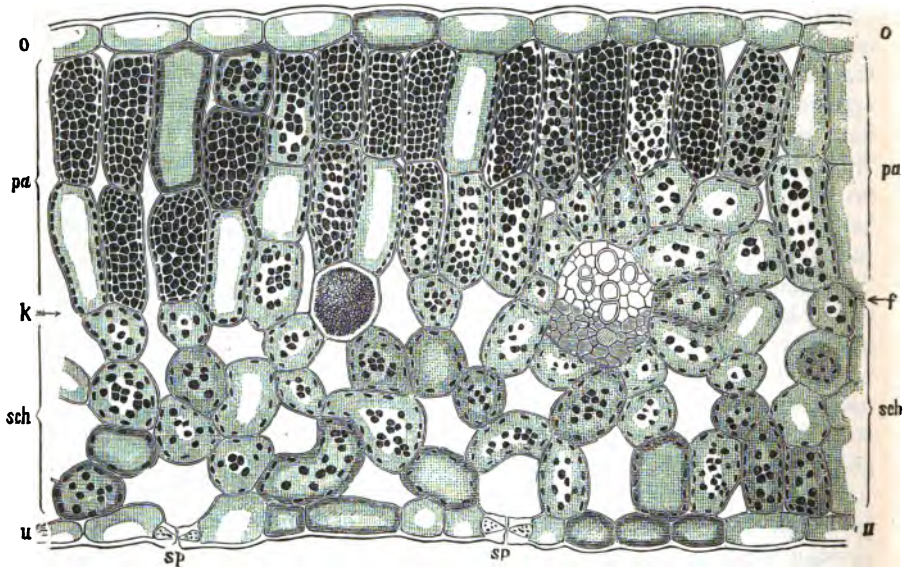


Fig. 31. Querschnitt durch das Blatt der Rübe (*Beta vulgaris*).

Überzogen von der Epidermis der Oberseite o und der Unterseite u, in welcher die Spaltöffnungen sp sp, befindet sich das grüne Gewebe oder Mesophyll, in der oberen Blatthälfte aus Palisadenzellen pa, in der unteren Hälfte aus Schwammparenchym sch bestehend; diese Zellen enthalten die Chlorophyllkörner und haben zwischen sich weite nur mit Luft erfüllte Zwischenräume, die Interzellulargänge. Bei k im Innern des Mesophyll eine mit einer Kalkoxalat-Drüse erfüllte Zelle. Bei f einer der dünnen Fibrovasalstränge, welche die feinen Blattnerven darstellen.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln VII.)

Dunkelheit oder durch Eisenmangel, lassen Kohlensäurezersetzung vollständig vermissen. Ebenso fehlt sie denjenigen Pflanzen gänzlich, die wie die Pilze völlig

ohne Chlorophyll sind. Dagegen läßt sie sich an beliebigen Pflanzen und Pflanzenteilen nachweisen, dafern dieselben mit Chlorophyll versehen sind: schon bei den einzelligen Algen, bei den Moosen, ebenso wie an allen abgeschnittenen grünen Teilen höherer Pflanzen, auch an solchen, welche rot aussehen, wie die Blätter der Blutbuche, des Rotkohls zc., weil hier das Chlorophyll nicht fehlt, sondern nur verdeckt ist durch rote Zellsäfte. Auch grüne Pflanzen, die auf Humus wachsen und daher die Möglichkeit haben, aus diesem sich Kohlenstoff anzueignen, lassen Sauerstoffausscheidung konstatieren. Selbst an solchen Pflanzen, welche bestimmt aus organischen Kohlenstoff-Verbindungen sich ernähren, läßt sich Zersetzung der Kohlenensäure beobachten, wenn sie zugleich Chlorophyll besitzen, wie an den grünen Blättern der insektenfressenden *Drosera*-Arten und an den als Parasiten lebenden, weil der grünen Blätter ermangelnden *Cuscuta*-Arten, bei denen jedoch sehr kleine Mengen von Chlorophyll, aber auch Sauerstoffausscheidung am Lichte nachgewiesen ist. Es giebt also Fälle, wo ein und dieselbe Pflanze verschiedene Arten der Kohlenstoffernerwerbung besitzt.

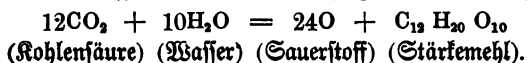
Die Art und Weise wie das Chlorophyll sich an der Kohlenensäurezersetzung beteiligt, ist unbekannt. Der Farbstoff allein vermag es nicht, es gehört die lebende protoplasmatische Grundsubstanz des Chlorophyllkorns dazu, denn weder der isolierte Farbstoff, noch die toten Chlorophyllkörner, welche den Farbstoff noch unverändert enthalten, zersetzen im Lichte Kohlenensäure.

Außere Bedingungen der Kohlenensäurezersetzung. Unter diesen steht obenan das Licht. Wenn grüne Pflanzen im Dunkeln sich befinden, so nehmen sie keine Kohlenensäure auf und scheiden keinen Sauerstoff aus; der umgekehrte Prozeß, die Atmung, tritt dann auch an ihnen unbeschränkt hervor. Daher ist während der Nacht die Kohlenensäure-Assimilation unterbrochen, und darum ist auch zu erwarten, daß je länger die Tage sind, um so stärker die Zunahme der Pflanzen an kohlenstoffhaltiger Substanz ausfällt. Die Unmöglichkeit, im Winter auch bei günstiger Temperatur grüne Pflanzen zu guter Entwicklung zu bringen, erklärt sich daraus genügend. Lassen wir aber solche Pflanzen ununterbrochen im Dunkeln wachsen, so sterben sie unfehlbar nach einiger Zeit ab, nämlich dann, wenn die organischen Verbindungen, die ihnen der Samen bot, aus welchem sie aufgekeimt, verbraucht sind. In solchen Dunkelpflanzen findet man dann nicht mehr soviel kohlenstoffhaltige Substanz, als wie in dem Samen vorhanden war, eben weil sie davon durch die Atmung verloren haben und an der Kohlenensäure-Assimilation verhindert waren. Von großem Einfluß ist aber auch der Helligkeitsgrad der Beleuchtung. Dies läßt sich sehr genau bestimmen nach der Zahl der Gasblasen, welche ein und derselbe unter Wasser befindliche Pflanzenteil in einer Zeiteinheit entweichen läßt, wenn man ihn in verschieden intensives Licht stellt. Am lebhaftesten erweist sich der Prozeß im direkten Sonnenlicht; durch künstliche Concentration des Sonnenlichtes kann man ihn nicht steigern; wohl aber nimmt er ungefähr proportional mit der Lichtintensität ab. Jede Wolke, die sich vor die Sonne stellt, bringt schon so-

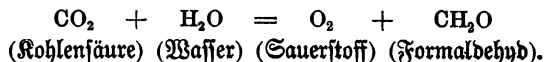


fort eine Abschwächung hervor. Bei trübem Wetter wird während des Tages lange nicht soviel Kohlensäure zerlegt als bei sonnigem, und im diffusen Zim-merlicht ist der Prozeß noch viel langsamer. Daraus erklärt sich zur Genüge, warum die grünen Pflanzen im allgemeinen am besten gedeihen und am meisten produzieren an hellen Standorten und merklich weniger bei schattigem oder sonst ungenügend beleuchtetem Stande. Zu den lichtbedürftigsten Pflanzen in dieser Beziehung gehören so gut wie alle landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Doch giebt es auch Gewächse, welche mit geringeren Lichtintensitäten auskommen, wie die eigentlichen Schattenpflanzen, die im Walde wachsen, und es läßt sich bei manchen auch schon in der Dämmerung Sauerstoffausscheidung nachweisen. Auch ist die Lage des Blattes zum Licht von Einfluß, indem Blätter, deren Mesophyll oberseits als Palissaden-, unterseits als Schwammparenchym ausgebildet ist, energischer Kohlensäure zerlegen, wenn sie mit der Oberseite, so wie es in der natürlichen Lage der Fall ist, dem Lichte zugekehrt sind, als wenn sie in der umgekehrten Lage gehalten werden. Die Kohlensäurezerlegung ist also eine Lichtwirkung im Chlorophyllkorn. Das Wesen derselben ist noch nicht ergründet; aber es ist möglich, daß gewisse optische Eigentümlichkeiten des Chlorophylls damit in Beziehung stehen. Eine Lösung von Chlorophyll fluoresciert nämlich lebhaft rot und zeigt charakteristische Absorptionserscheinungen; das Spektrum des durch eine dicke Schicht einer Chlorophylllösung oder auch durch grüne Blätter gegangenen Lichtes ist nämlich in der ganzen rechten Hälfte, vom Blau an dunkel und hat in der linken Hälfte vier an bestimmten Stellen liegende dunkle Bänder, von denen das im Rot zwischen B und C liegende Band I das charakteristischste ist, indem es schon bei ganz dünnen Flüssigkeitsschichten auftritt. Die Prüfung der Kohlensäurezerlegung bei Beleuchtung mit den verschiedenen Spektralfarben hat nun ergeben, daß zwar in keinem monochromatischen Lichte die Sauerstoffausscheidung so lebhaft ist wie im gemischten Lichte, daß aber unter allen Farben das Rot am meisten leistet und daß das Maximum der Sauerstoffausscheidung ungefähr mit dem Absorptionsmaximum des Bandes I zusammenfällt. Gegen A sinkt die Ausscheidung rasch, langsamer nach der anderen Seite, wird jedoch schon vom Grün an schwach und bis zum Violett sehr schwach; eine minimale Assimilation findet vielleicht noch im Ultraviolett statt. Hiernach ist verständlich, daß jedes künstliche Licht nach Maßgabe seiner farbigen Strahlen und seiner Intensität die Assimilation beeinflussen wird, doch ersetzt keines, auch nicht das electrische, das Tageslicht in seiner Wirkung. Die Temperatur hat insofern Einfluß, als in der Nähe von 0° die Kohlensäurezerlegung nur sehr schwach erfolgt. Der Kohlensäuregehalt des Mediums spielt ebenfalls eine Rolle, denn bei Zunahme desselben steigt auch die Assimilation bis zu einem Optimum, welches für *Glyceria spectabilis* bei 8–10 %, für *Typha latifolia* bei 5–7 %, bei *Elodea* bei 5–10 % Kohlensäuregehalt gefunden worden ist; jedoch findet dieses nur bei heller Beleuchtung statt.

Producte der Kohlensäure-Assimilation. Darüber, was für ein organischer Körper zuerst im Chlorophyllkorne aus Kohlensäure und Wasser entsteht, giebt besonders die an fast allen erwachsenen grünen Pflanzenteilen zu machende Beobachtung Aufschluß, daß im Lichte in jedem Chlorophyllkorne Stärkemehl in Form kleiner allmählich größer werdender Körnchen erscheint (Fig. 30 1—4), und daß die letzteren wieder verschwinden, wenn die Assimilation aufhört, also im Dunkeln. In so entstärkten Chlorophyllkörnern entstehen bei Belichtung die Stärkeeinschlüsse wieder, bei den meisten Pflanzen schon nach 1 bis 2 Stunden in der directen Sonne, nach etwas längerer Zeit im zerstreuten Lichte. Hält man aber die Objecte dabei in einer kohlenstofffreien Luft, so unterbleibt die Stärkebildung. Zur Auswanderung der Stärke aus den Chlorophyllkörnern im Dunkeln genügen nachmal schon 4 Stunden, bei den meisten Pflanzen erfolgt sie während der Nacht vollständig, so daß das Mesophyll an jedem Morgen frei von Stärke, am Abend aber davon erfüllt ist. Die Stärke wandert unter Auflösung als Zucker in die Blattrippen über und von dort durch den Blattstiel in den Stengel. Die Bildung von Stärkekörnchen in den Chlorophyllkörnern ist also unzweifelhaft das Resultat der Assimilation, aber sie ist nur eine vorübergehende Aufspeicherung des Assimilationsproductes in fester Form, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese Stärkekörnchen nicht das erste Assimilationsproduct sind, sondern daß dies vielleicht ein Zucker ist. In der That hat man gefunden, daß in entstärkten Chlorophyllkörnern aus zuckerartigen Stoffen Stärkemehl entstehen kann, nämlich wenn man solche Blätter im Dunkeln auf die betreffenden Lösungen legt oder die letzteren durch die Wurzeln aufsaugen läßt. Es gelang dies mit Rohrzucker, Dextrose, Levulose und Maltose, nicht mit Milchsücker, Melitose, Inosit; bei Oleaceenblättern, in denen Mannit vorkommt, gelang dies auch mit diesem, bei Evonymus mit Dulcit und bei *Cacalia suaveolens* mit Glycerin. Mit jener Annahme würde auch die Thatfache vereinbar sein, daß sich unter den Pflanzen Abstufungen finden, wonach bei günstigen Assimilationsbedingungen viel bis wenig Stärke in den Chlorophyllkörnern aufgespeichert wird, und bei manchen Pflanzen, namentlich Monokotylen, wie *Allium*, *Asphodelus*, *Yucca*, *Orchis*, *Musa*, die Chlorophyllkörner immer ganz stärkefrei sind; es enthalten aber dafür hier die grünen Zellen relativ viel lösliche Kohlenhydrate, deren Menge im Dunkeln ab-, im Lichte zunimmt; auch kommt es hier manchmal bei gesteigerter Assimilation, z. B. bei 6—8 pCt. Kohlensäuregehalt der Luft, zur Bildung von Stärke in den Chlorophyllkörnern. Da nun auch das volumetrische Verhältnis zwischen absorbierter Kohlensäure und ausgeschiedenem Sauerstoff der Abspaltung gerade des gesamten in der Kohlensäure enthaltenen Sauerstoffes entspricht, so deutet auch dies auf Bildung eines Kohlenhydrates bei der Assimilation, wie aus folgender Gleichung ersichtlich ist:



Allerdings würde auch die Bildung von Formaldehyd damit in Einklang stehen, denn



Und thatsächlich hat man auch aldehydartige Substanzen in grünen Pflanzenteilen gefunden. Aus Formaldehyd könnte durch Polymerisirung ein Kohlenhydrat entstehen. Somit ist noch nicht sicher entschieden, was das erste Assimilationsproduct der Kohlensäure in der Pflanze ist.

## 2. Ammoniaksalze, Nitrate und freier gasförmiger Stickstoff als stickstoffliefernde Nahrungsmittel der chlorophyllhaltigen Pflanzen.

Auch der Stickstoff wird den grünen Pflanzen in Form unorganischer Körper als Nahrung zugeführt. Zwar werden wir unten sehen, daß Stickstoff auch in Form von organischen Verbindungen den Pflanzen zur Nahrung dienen kann. Aber jedenfalls ist von diesen Pflanzen konstatiert, daß die in der Ueberschrift genannten anorganischen Nahrungsquellen allein hinreichen, um ihnen allen erforderlichen Stickstoff zu liefern.

1. Nitrate und Ammoniaksalze sind thatsächlich in allen Erdböden in gewisser Menge vorhanden und können daher, weil sie in Wasser löslich sind, von den Pflanzenwurzeln aufgenommen werden. Sie leiten ihre Entstehung im Boden aus verschiedenen Quellen ab. Zum wesentlichsten Teile stammen sie aus stickstoffhaltigen organischen Substanzen, bei deren im Erdboden stattfindenden Verwesung sie als die letzten Verwesungsproducte erscheinen. Also alle Pflanzentrümmer, wie Wurzeln, Stoppeln und andere Ernterückstände, gefallenes Laub, untergepflügte Grasnarbe oder Grünbüngung, ferner alle diejenigen organischen Abfälle, die auf den Komposthaufen gesammelt werden, endlich die animalischen Excremente und Producte, wie Stallmist, Jauche, menschliche Excremente, Peruguano, Fischguano, Knochenmehl, Blut, geben uns den Stickstoff, den sie in organischer Form enthalten, zuletzt als Ammoniaksalze und Nitrate, freilich vermindert um den bisweilen erheblichen Verlust, der bei der Verwesung durch Entweichen von Ammoniak oder freiem Stickstoff stattfindet. Die Ammoniaksalze bleiben im Boden auch nicht beständig, sondern werden daselbst nitrificiert, d. h. oxydiert zu Salpetersäure. Wir erhalten also als Endproduct bei der Verwesung im Erdboden den Stickstoff in Form von Nitraten. Unter gewöhnlichen Umständen verändern diese sich nicht weiter, werden aber wegen ihrer leichten Löslichkeit im Wasser fortwährend zum Teil aus dem Boden ausgewaschen und gehen dabei mit dem Wasser in den Untergrund und in die Wasserläufe verloren. Wir finden darum auch in allen irdischen Gewässern, wie Quellen, Bächen, Flüssen, Strömen und im Meere kleine Mengen Salpetersäure. Wenn mit Chilisalpeter gedüngt wird, führt man dem Boden den Stickstoff schon in Form von Salpetersäure zu. Und bei Düngung mit Ammoniaksalz haben wir zu erwarten, daß dasselbe im Boden nach einiger Zeit ebenfalls in Nitrat um-

gewandelt sein wird; es findet dabei aber auch ein teilweiser Verlust durch Verflüchtigung von Ammoniak statt, weil eine Umsetzung durch die stärkeren Basen im Erdboden bewirkt wird, welche das Ammoniak aus seinen Salzverbindungen austreiben. Nitrate und Ammoniak kann aber der Boden auch aus der Luft mit den Niederschlägen erhalten, wenn auch in sehr geringen Mengen. Dieses ist erstens das Ammoniak, welches bei den Verwesungsprocessen, die an der Erdoberfläche stattfinden, in die Luft entweichen ist. Zweitens entsteht auch durch die electrischen Entladungen in der Luft aus freiem Stickstoff und aus Wasserdampf salpetrigsaures Ammoniak; das Niederschlagswasser enthält aber nur 0,5 bis 6,21 Milliontel salpetrige und Salpetersäure und 0,65 bis 6,8 Milliontel Ammoniak.

Man kann nun durch Culturversuche in Nährstofflösungen oder in künstlichen stickstofffreien Bodengemischen, die als einzige Stickstoffverbindung ein Ammoniak-, oder ein salpetersaures Salz bekommen, beweisen, daß Pflanzen aus einer dieser beiden anorganischen Stickstoffverbindungen allein ihren gesamten Stickstoffbedarf decken können, denn sie kommen darin zur vollständigen Entwicklung und Samenproduction, während die nämlichen Pflanzen in den gleichen Nährstofflösungen, wenn dieselben keine Stickstoffverbindung enthalten, gewöhnlich nicht weiter sich entwickeln als der Vorrat von Stickstoff im ausgesäeten Samen reicht, wie aus der Fig. 29 ersichtlich ist. Solche Versuche sind mit Gartenbohnen, Mais, Hafer, Gerste, Buchweizen, Sonnenblumen, Kresse mit gleichem Erfolge angestellt worden.

Die Frage, ob Nitrat oder Ammoniaksalz das bessere Nahrungsmittel ist, hat man geprüft ebenfalls durch Parallelversuche mit Nährstofflösungen oder mit künstlichen stickstofffreien Bodengemischen, die zum Teil mit der einen, zum Teil mit der anderen Stickstoffverbindung versetzt wurden. Es liegen hier besonders Versuche mit Hafer, Mais, Buschbohnen vor, welche übereinstimmend ergaben, daß die Salpetersäure eine weitaus bessere Wirkung hat, indem diese die Pflanzen zu üppiger Entwicklung und normaler Samenproduction bringt, während mit Ammoniak die Pflanzen ungleich schlechter sich ernähren, zum Teil nicht zur Samenbildung gelangen (vergl. Fig. 29). Auch im Vergleich mit den organischen Stickstoffverbindungen, die wir unten kennen lernen werden, hat sich die Salpetersäure am besten bewährt. Mit diesen Thatsachen sind auch die Ergebnisse vereinbar, welche man bei zahlreichen vergleichenden Düngungsversuchen im freien Lande erhalten hat, wo auf einem und demselben Bodenstück drei gleichgroße Parzellen teils mit Chilisalpeter, teils mit schwefelsaurem Ammon, teils nicht gedüngt werden. Solche Versuche sind mit Getreide, Kartoffeln, Zuckerrüben zc. angestellt worden. Der Erfolg war meistens der, daß Chilisalpeter dem Ammoniak sich mehr oder weniger, oft sehr entschieden überlegen zeigte; bisweilen hatten die Ammoniakparzellen überhaupt kein besseres Resultat als die ungedüngten, oder sie überholten dieselben erst gegen Ende der Vegetationszeit. Das letztere würde aus der im Erdboden vor sich gehenden

allmählichen Nitrification des Ammoniakals erklärbar sein, indem dabei die Wirkung der daraus entstandenen Salpetersäure zum Vorschein kommt. Darum hat man auch die Düngervirkung beim Chilisalpeter sofort, beim Ammoniak jedenfalls etwas später zu erwarten. Aus alledem ist zu schließen, daß die Nitrate die besten Nahrungsmittel unter den anorganischen Stickstoffverbindungen sind. Das gilt selbstverständlich als sicher zunächst nur von denjenigen Pflanzenarten, welche in dieser Beziehung geprüft worden sind. Es wäre möglich, daß es auch Pflanzenarten giebt, für welche unter sonst gleichen Umständen Ammoniaksalze gleich gute Wirkung wie Nitrate haben.

Über die Assimilation der salpetersäueren Salze in der Pflanze sind wir noch nicht so genau unterrichtet wie über die Kohlensäure-Assimilation. Jedenfalls ist die Meinung, wonach auch diese in den grünen Blättern erfolgen soll, jetzt als falsch erwiesen. Das Chlorophyll ist daran unbeteiligt. Denn erstens lassen sich auch Pilze, also chlorophyllfreie Pflanzen, mit Nitrat ernähren, wenn auch nicht so vorteilhaft, wie mit organischen Stickstoffverbindungen oder mit Ammoniak. Und zweitens findet auch bei den grünen Pflanzen die Assimilation der Salpetersäure nicht im Mesophyll statt. Es giebt nämlich eine Reihe von Pflanzen, bei denen mittels des empfindlichsten Reagens auf Salpetersäure, dem Diphenylamin, unzweifelhaft nachzuweisen ist, daß diese Säure nur in den feinen Saugwurzeln, in welche sie zunächst aufgenommen worden, vorhanden ist, in allen übrigen Teilen der Pflanze fehlt. Dies ist der Fall bei den meisten Holzpflanzen (die durch Pilzhülfe sich ernährenden Bäume, von denen wir unten reden, enthalten nirgends Salpetersäure, weil sie den Stickstoff in anderer Form empfangen), ferner bei den meisten perennierenden Kräutern, dagegen selten bei einjährigen Pflanzen, wohl aber z. B. bei der gelben Lupine. Hier wird also die Salpetersäure schon in der Wurzel assimiliert; freilich ist dabei unbekannt, ob das in der Wurzel erzeugte Assimilationsproduct nur zur Ernährung der Wurzel verwendet, oder ob es auch den oberirdischen Pflanzenteilen zugeführt wird. Es wäre möglich, daß hier die oberirdischen Teile mit elementarem Luftstickstoff ernährt werden; denn daß die Pflanzen dazu befähigt sind, werden wir unten besprechen; oder es wäre denkbar, daß hier organische Stickstoffverbindungen aus dem Boden zur Nahrung aufgenommen werden. Eine große Zahl Pflanzen, besonders die einjährigen, erfüllt aber ihren ganzen Körper mit Salpetersäure; letztere ist hier in jedem Entwicklungsstadium von der Keimung an bis zur Reifung der Früchte reichlich vorhanden von den Saugwurzeln ununterbrochen durch das ganze Wurzelsystem, den Stengel, die Blattstiele bis in die Rippen und Nerven des Blattes, meistens aber nicht im Blütenstand und in den Früchten; in den Samen niemals. Soweit es sich hier um einjährige Pflanzen handelt, verschwindet das Nitrat gewöhnlich erst während der Reifung der Früchte gänzlich in der Pflanze, indem es offenbar zur Stickstoffernährung der Samen vollauf verbraucht wird. In der Pflanze ist das Nitrat stets in den Parenchymzellen enthalten, als den vorzüglich mit Saft erfüllten weitesten Zellen,

die der Pflanze als Aufbewahrungsorgan von Lösungen im Wasser am besten taugen, denn wir finden es in der ganzen Wurzelrinde, in Mark und Rinde des Stengels und in den Parenchymzellen, welche in den Stielen und Rippen des Blattes als saftreiches Gewebe die Fibrovasalstränge umgeben. Dagegen bleiben die chlorophyllführenden Mesophyllzellen in der Regel frei von Nitrat. Ganz frei davon sind immer auch die aus Meristem bestehenden Wurzelspitzen, die sich ja überhaupt auch nicht an der Nährstoffaufnahme beteiligen, sowie die ebenfalls meristematischen Stengelenken und jüngsten Blattanlagen, was sich eben daraus erklärt, daß die Zellen dieser Teile mit Plasma erfüllt sind und also keinen Sastraum für Salpeterlösungen besitzen. In dieser Weise verhält sich jedenfalls eine große Zahl der einjährigen Kräuter und Halbgewächse, auch manche perennierende Pflanzen gehören hierher und von den Holzpflanzen Sambucus und der Weinstock; darunter sind einige, die durch ihren besonders großen Salpetergehalt, der mehrere Procente der Trockensubstanz erreichen kann, sich auszeichnen, wie Sonnenblume, Tabak, Rüben, Urtica, Mercurialis, die Amaranthus- und Chenopodium-Arten. Von den einzelnen mit Nitraten erfüllten Pflanzenteilen sind diejenigen am reichsten daran, welche die meisten und größten Parenchymzellen besitzen, nämlich die Stengel. Beim Buchweizen ist auch genau festgestellt, daß der Gehalt an Salpetersäure bis zur Zeit der Fruchtbildung zunimmt; diese Pflanze enthält davon in Procenten der Trockensubstanz 12 Tage nach der Keimung 1,869, 33 Tage darnach, zur Blütezeit 2,273, 55 Tage darnach, zur Zeit der Fruchtbildung 2,422, und 85 Tage darnach, zur Fruchtreife nur noch 0,325. Es ist nun auch bewiesen, daß alle Nitratre, welche in der Pflanze vorkommen, als solche von außen aufgenommen werden, nicht aus anderem Stoff in der Pflanze gebildet worden sind, denn selbst die ausgezeichnetsten Salpeterpflanzen enthalten keine Spur davon, wenn sie in nitratfreien oder ammoniakhaltigen Nährlösungen gezogen werden. Auch für die von salpeterhaltigen Säften ganz durchzogenen Pflanzen trifft die frühere Meinung nicht zu, daß das Nitrat durch die Pflanze hinauf in die Blätter wandern müsse, um dort erst zusammen mit der im Chlorophyllkorn assimilierten stickstofffreien organischen Substanz zu stickstoffhaltigen Pflanzenstoffen verarbeitet zu werden. Denn in verdunkelten Blättern müßte dann, weil hier die Kohlensäure-Assimilation stillsteht, eine Anhäufung des zuströmenden unverarbeitet bleibenden Nitrates erfolgen, was keineswegs der Fall ist. Und wenn man im Wachsen begriffene, mit Nitrat erfüllte Pflanzen in stickstofffreie Nährlösung umsetzt, so erweist sich das Nitrat in der Pflanze in keinem in Bewegung nach den Blättern begriffenen Ströme; es bleibt vielmehr im ganzen Stengel bis an dessen Basis sitzen; nicht einmal in die hierauf neu zumachsenden und kein Nitrat von außen erhaltenden Wurzelpartien bringt es aus den älteren damit erfüllten Wurzelteilen auf osmotischem Wege ein; wohl aber verschwindet es in legeren allmählich, offenbar in assimiliertes Stickstoffmaterial umgesetzt, welches nun erst zur Ernährung der neuen Wurzeln in dem stickstofffreien Medium verbraucht wird. Alle vorerwähnten

Thatsachen sprechen dafür, daß in denjenigen Pflanzen, bei denen alle vegetativen Organe sich mit Nitraten erfüllen, die letzteren hier hauptsächlich in einer Aufspeicherung, nicht in einer Wanderung begriffen sind, und daß auch hier zuletzt ihre Assimilation zu organischen Stickstoffverbindungen an dem Orte selbst, wo sie aufgespeichert waren, erfolgt, also sowohl in der Wurzel wie in allen Stengelteilen. Um aber Nitrate zu organischen Stickstoffverbindungen zu assimilieren, bedarf es stickstofffreier organischer Substanz. Diese gelangt dorthin von den Blättern aus und zwar meist in Form von Zucker, welcher in denselben Parenchymzellen, in denen die Nitrate enthalten sind, nachweisbar ist und durch Diosmose abwärts wandert, wie wir unten sehen werden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß in jeder nitrathaltigen Zelle selbst diese Assimilation erfolgt, indem daraus zunächst ein Körper aus der Reihe der Amide, z. B. Asparagin, gebildet wird, denn auch diese leichtlöslichen stickstoffhaltigen organischen Körper sind meist in den Säften der genannten Zellen nachweisbar und können eben wegen ihrer leichten Löslichkeit durch Diosmose in den Geweben nach den Verbrauchs-orten hinwandern.

Ueber die Assimilation der Ammoniaksalze, wo solche als Nahrung aufgenommen werden, sind wir noch nicht aufgeklärt. Wir wissen durch Versuche nur, daß daraus in der Pflanze niemals Salpetersäure entsteht, daß also wahrscheinlich aus Ammoniak direkt Amide gebildet werden. Das von außen aufgenommene Ammoniak in der Pflanze zu verfolgen, wird durch den Umstand vereitelt, daß dieser Körper in der Pflanze auch durch Umsetzung von Eiweißstoffen entstehen kann.

Die Pflanze hat nachweislich auch die Fähigkeit, verdünnte Lösungen von salpetersauren und Ammoniaksalzen durch die Blätter, wenn diese damit benetzt sind, besonders an den Rippen und Gelenken, aufzunehmen und zu assimilieren; doch ist diese Quelle wegen der äußerst geringen Mengen jener Stoffe in dem Niederschlagswasser für die Pflanze ohne Bedeutung.

2. Der ungebundene Stickstoff der Luft. Bis in die neuere Zeit wurde in der Pflanzenphysiologie die Möglichkeit bestritten, daß die Pflanze aus elementarem Stickstoff vegetabilische stickstoffhaltige Verbindungen erzeugen könne, und zwar auf Grund der von Boussingault in den fünfziger Jahren angestellten Experimente, bei denen Bohnen- und Lupinenpflanzen, die in einem künstlich bereiteten, mit Nährsalzen versetzten stickstofffreien Boden innerhalb luftdicht schließender Glasglocken oder Glaskäfige sich entwickelten, und wobei von Ammoniak befreite, den Stickstoff nur im unverbundenen Zustande enthaltende Luft zugeleitet wurde, keine Stickstoffzunahme aufwiesen, sondern nur den Stickstoffgehalt des ausgesäeten Samens behielten. Allein diese Versuche waren nicht beweisend, denn die Pflanzen erreichten in den abgesperrten Luftäumen nur eine abnorme und kümmerliche Entwicklung. Ebensowenig beweisend für jene Meinung ist der Umstand, daß Pflanzen, die in freier Luft ohne jegliche Zufuhr einer Stickstoffverbindung, z. B. in künstlichen Wasserkulturen, ihre

Entwicklung beginnen, frühzeitig zu wachsen aufhören, denn die Fähigkeit, freien Stickstoff zu assimilieren, könnte erst mit einer gewissen Erstarkung oder in einer späteren Entwicklungsperiode der Pflanze eintreten. Vielmehr haben Experimente, die nach anderen Methoden, namentlich in der jüngsten Zeit angestellt worden sind, unzweifelhaft erwiesen, daß der freie Stickstoff der Luft wirklich als Nahrungsmittel von den Pflanzen verwertet werden kann und also für den Ackerbau eine Stickstoffquelle darstellt, welche ohne Kosten und unerschöpflich dem Landwirth zur Verfügung steht. Wenn man in stickstoffarmen, natürlichen Ackerboden, der aber sonst mit den erforderlichen Nährstoffen gedüngt ist und in weiten, genügend tiefen Glaschalen sich befindet, damit nichts von ihm und von den Ernterückständen verloren gehe, Samen einsäet, die Culturen im Freien unter einem Glasdach stehen läßt und nur mit destilliertem Wasser begießt, um die im Regen enthaltenen Stickstoffverbindungen auszuschließen, so kommen die Pflanzen annähernd so wie in demselben Boden auf freiem Ackerlande zur Entwicklung, und dabei weist die Analyse nach, daß die Stickstoffmenge der producierten Pflanzensubstanz samt derjenigen des Bodens nach der Ernte um ein Bedeutendes größer ist als dasjenige Quantum von Stickstoff, welches in demselben Boden vor der Einsaat und in dem eingesäeten Samen enthalten war.

Ausgesäet	Stickstoffgehalt des Bodens in Procenten		Producirte Pflanzen- substanz	Stickstoff	
	vor dem Versuch	nach der Ernte		in den ausgesäeten Samen	in den geernteten Pflanzen
20 Lupinensamen (Sandboden)	0,0034	0,00558	49,4 g Trockensubstanz mit 57 Samen	0,180 g	0,7378 g
20 Haferkörner (Sandboden)	0,0035	0,00465	8,26 g Trockensubstanz mit 84 Körnern	0,0142 g	0,0368 g
20 Haferkörner (Lehm Boden)	0,118	0,131	32,52 g Trockensubstanz mit 530 Körnern	0,0142 g	0,487 g
40 Rapsamen (Lehm Boden)	0,118	0,125	30,18 g Trockensubstanz mit 254 reifen Schoten	0,0033 g	0,377 g

Proben dieser Versuchsböden während gleich langer Dauer unter den gleichen Verhältnissen, aber ohne Vegetation gelassen, ergaben entweder gar keine oder doch nur eine weit geringere Annahme an Stickstoff; der Sand-



boden hatte nämlich darnach 0,0047, der Lehmboden 0,110 Procent Stickstoff. Die vorstehenden Zahlen zeigen also, daß das Vermögen, den Luftstickstoff zu assimilieren, bei den verschiedenen Pflanzenarten ungleich groß ist, und daß hierin die Lupinen obenan stehen. Wahrscheinlich teilen diese hervorragende Fähigkeit auch viele andere Leguminosen. Aber wir sehen, daß das Vermögen, freien Stickstoff zu assimilieren, nicht auf die Leguminosen beschränkt ist, sondern wenn auch in schwächerem Grade auf verschiedene phanerogame Pflanzenfamilien sich erstreckt. Ja, es ist jetzt bewiesen, daß auch sogar die niedrigsten mikroskopischen, chlorophyllhaltigen Pflanzen, diese Fähigkeit besitzen. Auf diese letztere Thatsache sind wir durch die Beobachtung gekommen, daß, wenn ebensolcher stickstoffarmer leichter Boden der Luft und dem Lichte, vor Regen geschützt, ausgesetzt und nur durch reines, destilliertes Wasser feucht gehalten wird, er auch für sich allein ohne jede Vegetation, regelmäßig sich allmählig an Stickstoff bereichert. So zeigte z. B. der Sandboden anfangs einen Stickstoffgehalt von 0,0034, nach 134 Tagen einen solchen von 0,00426 pCt. Das Mehr an Stickstoff findet sich dabei stets in Form einer Menge Algen, die sich während dieser Zeit in dem Boden entwickelt haben. Daß in der That in diesem Falle die Stickstoffanreicherung auf der Vermehrung dieser Algen beruht, zeigen folgende Versuche. Es wurden je 180 g von leichtem Sandboden mit reinem Wasser befeuchtet in Glaskolben eingeschlossen und zeitweilig Luft eingeleitet, welche vorher in Schwefelsäure gewaschen worden und dadurch alle etwa vorhandenen Spuren von Ammoniakgas verloren hatte, also Stickstoff nur in elementarer Form zuführte. Während der 180tägigen Versuchsdauer entwickelten sich reichlich die Erdbodenalgen. Darnach war der Stickstoffgehalt des Sandbodens, der vorher 0,0045 Procent betrug, auf 0,0065 Procent, in anderen Versuchen bis auf 0,0086 Procent gestiegen. War der Boden vorher auf 100° C. erhitzt worden, wodurch die Algenkeime getötet wurden, oder standen die Kolben während des Versuches im Dunkeln, worin grüne Pflanzen sich nicht entwickeln können, so blieb das Auftreten der Algenvegetation aus und der Stickstoffgehalt des Bodens war dann auch nicht gestiegen, vielmehr gesunken auf 0,0037, beziehentlich 0,0027 Procent.

Es handelt sich hier um niedere Algen, deren Keime überall in den Ackerböden verbreitet sind. Denn dieselben Algenformen, die sich bei diesen Versuchen im Kleinen zeigen, entwickeln sich auch auf dem freien Felde sowohl in allen Kulturen als während der Brache immer von neuem und lassen sich hier in jeder beliebigen genommenen kleinsten Probe aus der oberen Bodenschicht nachweisen. Verschiedene Formen von *Oscillaria*, *Chlorococcum*, *Pleurococcus*, *Ulothrix* kehren immer wieder; später erscheinen noch Moose, zuletzt auch die phanerogamen Unkräuter. Diese gesamte spontan auf den Ackerböden sich entwickelnde Pflanzenwelt bis herab zu den mikroskopischen Algen beteiligt sich an der Anreicherung des Bodens an Stickstoffverbindungen auf Kosten freien Luftstickstoffes, denn bei ihrem Absterben bleiben ja ihre stickstoffhaltigen Über-

reste im Boden zurück. Ebenso überlassen die Kulturpflanzen, nachdem sie abgeerntet sind, stickstoffhaltige organische Trümmer in Form von Stoppeln und Wurzeln dem Ackerboden, wodurch der letztere ebenfalls eine Anreicherung an Stickstoff erfahren kann. Denn die obigen Zahlen ergeben, daß der Boden nach der Ernte einen größeren Stickstoffgehalt aufweist, als vor der Kultur, und diese Zahl ist wieder bei den Lupinen am größten. Es ist nun aber selbstverständlich, daß das Endresultat in der Bilanz des Stickstoffes anders ausfallen wird, wenn neben der stickstoffammelnden Thätigkeit der grünen Pflanzen noch stickstoffentbindende Prozesse nebenhergehen. Solche finden aber statt in jedem Boden, welcher Humus oder andere organische Stickstoffverbindungen enthält, weil diese bei der Fäulnis und Verwesung einen Teil ihres Stickstoffs in Freiheit treten lassen und an die Luft zurückgeben. Wenn mit solchen Bodenarten die eben erwähnten Versuche gemacht werden, so erhält man einen Stickstoffverlust wenigstens in denjenigen Fällen, wo der Boden ohne Vegetation gelassen wird oder wo er solche Pflanzen trägt, deren stickstoffbindende Fähigkeit nicht sehr groß ist, während z. B. Lupinen durch ihr hohes Vermögen, Stickstoff zu binden, auch auf solchem Boden eine Stickstoffvermehrung ergeben oder doch wenigstens den Verlust bedeutend abschwächen können. Hier werden also diese Pflanzen, wenn auch nicht stickstoffanreichernd, so doch stickstofferhaltend wirken.

Mit den Ergebnissen obiger Experimente stehen auch diejenigen zahlreicher Feldversuche im Einklang, bei denen man auf demselben Boden von Jahr zu Jahr ohne eine Zugabe von stickstoffhaltigem Dünger von derselben Pflanzenart immer von neuem reiche Stickstoffernnten erzielt hat (Laves, Gilbert und Pugh in England, Schulz in Lupin). So wurden z. B. auf einem lehmhaltigen Sand in Lupin, der von Beginn der Kultur an niemals eine Stickstoffdüngung erhalten hatte, ununterbrochen Lupinen gebaut und geerntet; die zwanzigste dieser Ernten repräsentierte 148 k Stickstoff pro Hectar. Dabei betrug der Stickstoffgehalt des Bodens 0,07—0,08 pCt. und diese Zahl stimmte nahezu überein mit der 5 Jahre früher gemachten Stickstoffbestimmung des Bodens dieser Lupinenwiesen, so daß also trotz dieser reichen Ernten ein Stickstoffverlust des Bodens nicht eingetreten war, obgleich bei Feldversuchen durch die Auswaschung von Nitraten aus der Ackerkrume ein Verlustfaktor hinzutritt, der bei den Versuchen in Vegetationsgefäßen ausgeschlossen ist. Berücksichtigt man, was mit dem Regen an gebundenem Stickstoff dem Ackerboden zugeführt wird, so hat man darin 0,5—6,21 Milliontel an Salpetersäure und 0,65—6,8 Milliontel an Ammoniak gefunden; das würde bei einer jährlichen Regenmenge von 72 cm nur eine Zufuhr von 2,7 k Stickstoff in gebundener Form pro Hectar ergeben. Somit können die in der Ernte sich findenden und zum Teil im Boden zurückbleibenden bedeutenden Quantitäten gebundenen Stickstoffs nur durch die Thätigkeit der Pflanzen erzeugt worden sein. Ein weiterer Ausdruck dieser Thatsache ist es auch, daß die Lupine sich als eine stickstoffanreichernde Vorfrucht bewährt hat. Jener nämliche Ackerboden, anfangs 6. bis 8. Klasse lieferte zunächst nur 4 Centner

Roggen oder Hafer pro Morgen, nach Meliorierung durch Mergel, Kali und Phosphorsäure, jedoch ohne Stickstoffdüngung, aber nach einer Lupinenvorfrucht 7—11 Centner Weizen, 7—10 Centner Roggen, 7—14 Centner Hafer pro Morgen.

Über den physiologischen Vorgang der Verarbeitung freien Stickstoffs zu organischen Verbindungen in der Pflanze sind wir noch nicht genau unterrichtet. Der Umstand, daß auch einzellige Algen diese Stickstoffassimilation ausüben, zeigt, daß dazu jedwede Pflanzenzelle, die nichts als die gewöhnlichen Inhaltsbestandteile, wie Protoplasma, Chlorophyll zc. enthält, befähigt sein kann. Damit steht auch im Einklang, daß verschiedenartige grüne Pflanzen, von den Algen an, bis zu den phanerogamen Pflanzenfamilien diese Fähigkeit besitzen. Die Experimente haben auch deutlich gezeigt, daß bei Lupinen die Anreicherung an gebundenem Stickstoff im Verhältnis steht zu der Entwicklung, welche die Pflanze je nach Günst oder Ungunst der äußeren Verhältnisse erreicht: je höhere Stengel und je zahlreichere Blätter sie bildet und namentlich je besser sie in die Fruchtbildung tritt, desto stärker fällt der Stickstoffgewinn aus. Es deutet dies auf die Thätigkeit der Gesamtheit der oberirdischen Pflanzenorgane. Das ist freilich noch kein Beweis für die Vermutung, daß vielleicht das Chlorophyll bei dieser Assimilation in ähnlicher Weise beteiligt ist, wie bei der Assimilation der Kohlensäure. Es ist ja selbstverständlich, daß der freie Stickstoff nur dann zu stickstoffhaltigen Pflanzenstoffen umgeschaffen werden kann, wenn zugleich die aus der Kohlensäure und dem Wasser stammenden Assimilationsproducte, welche im Chlorophyllkorn erzeugt werden, zugegen sind. Allein der freie Stickstoff könnte möglicherweise mit einem schon fertig gebildeten Assimilationsproducte außerhalb des Chlorophyllkorns in Verbindung treten. Bei manchen Leguminosen, nämlich bei der Lupine und der Erbse, wird bei Ernährung ohne organische Bodenbestandteile derjenige kräftige Entwicklungszustand, welcher auch für die Assimilation des freien Stickstoffes eine Bedingung ist, durch eine Symbiose mit einem in allen Erdböden lebenden eigenartigen niederen pilzlichen Organismus (den ich jetzt *Rhizobium leguminosarum* nenne), welcher durch die Wurzeln in die Pflanze eindringt und sich mit dem Protoplasma der Pflanzenzellen vermischt, gleichsam als wie eine befruchtende Wirkung auf die ganze Pflanze herbeigeführt. Die letztere erweist sich dann in allen Lebensthätigkeiten gekräftigt; sie zeigt rascheres und stärkeres Wachstum, bildet reichlicher Chlorophyll, übt eine viel energischere Assimilation der Kohlensäure zu Stärkemehl aus, entfaltet auch eine außerordentlich reiche Bildung organischer Stickstoffverbindungen und erzeugt zugleich an ihren Wurzeln anfangs kleine, aber allmählich größer wachsende Knöllchen, worin ein eigentümliches Parenchym angelegt wird, in dessen Zellen reichlich geformte Eiweißstoffe zeitweilig abgelagert werden, die wir unter dem Namen Bacteroiden unten näher kennen lernen werden. Wenn man durch vorherige Sterilisierung des Bodens den darin vorhandenen befruchtenden Pilzorganismus getödtet hat, so entwickeln sich jene Wurzelknöllchen nicht. Gleichzeitig bleiben dann aber auch die eben geschilderten befruchtenden Erscheinungen aus, jedoch nur dann, wenn

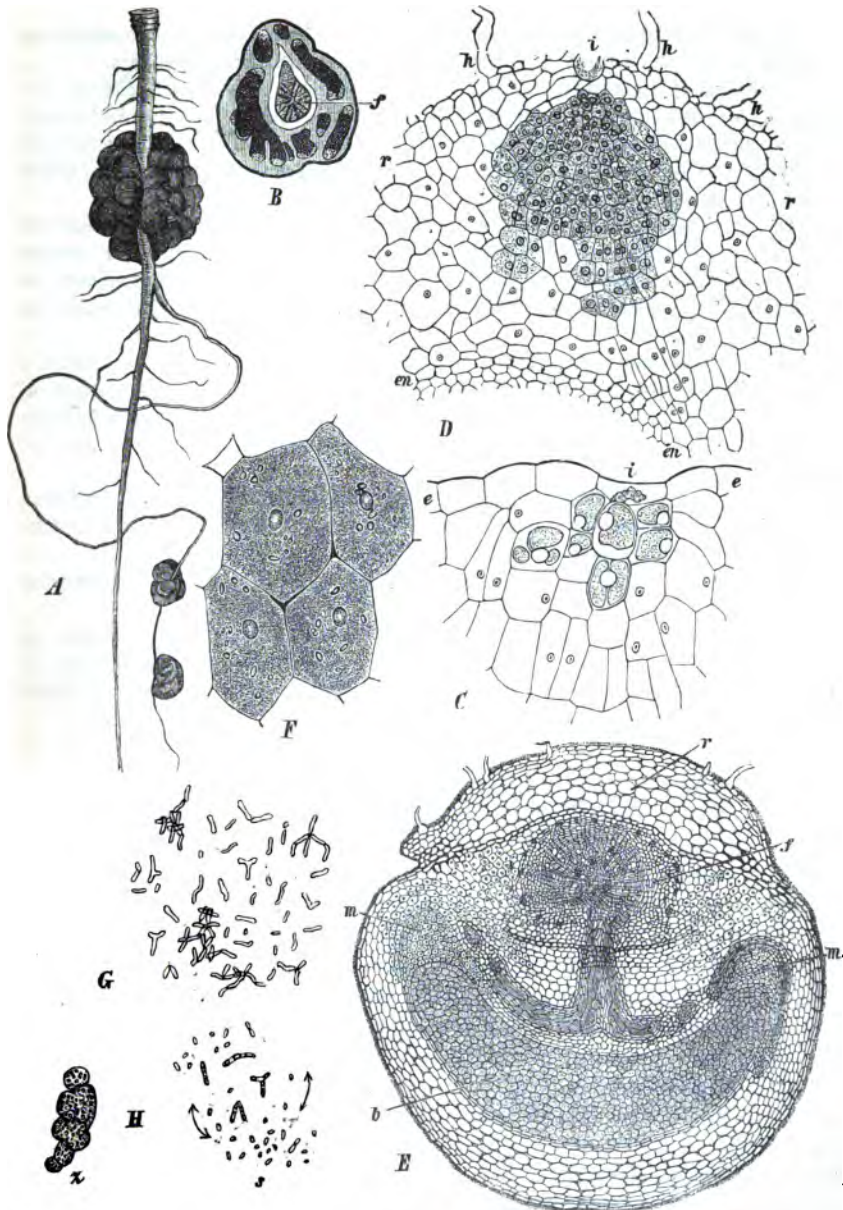


Fig. 32. Die Wurzelknöllchen der Lupine.

A. Lupinenwurzel mit mehreren Wurzelknöllchen.  
 Frant, Pflanzenphysiologie.

B. Ein Wurzelknöllchen im Durchschnitt; bei f der centrale holzige Fibrovasalstrang, ringsum in der Wurzelrinde die fleischroten Partien des Bakteroidengewebes.

C. Erstes Infektionsstadium, welches der Bildung des Wurzelknöllchens vorausgeht. ee Epidermis, darunter die Zellen der Wurzelrinde. In die Epidermiszelle i ist der zoogloartige Pilz eingewandert; die nächst darunter liegende Rindezellen sind bereits infiziert und haben dadurch dickeres, glänzendes Protoplasma mit vergrößerten Zellkern bekommen; 175fach vergrößert.

D. Weiteres Entwicklungsstadium; i war die Infektionsstelle, darunter hat sich aus den zuerst infizierten Zellen durch Zellteilung ein größerer Complex in weiterer Teilung begriffener infizierter Zellen gebildet. rr Wurzelrinde, hhh Wurzelhaare, en Endodermis, innerhalb welcher der Fibrovasalstrang, der hier nicht ausgeführt ist; 70fach vergrößert.

E. Querschnitt durch eine Wurzel mit einem jungen Knöllchen. Aus der weiteren Vermehrung der infizierten Zellen ist das Bakteroidengewebe b entstanden, welches bei m m noch in weiterer Fortbildung durch ein Meristem begriffen ist. f Fibrovasalstrang der Wurzel, von welchem aus Zweige um das Bakteroidengewebe laufen; r Wurzelrinde. Schwach vergrößert.

F. Vier Zellen des Bakteroidengewebes, der Inhalt ganz trübe durch die Erfüllung mit massenhaften Bakteroiden. Darin erkennt man den Zellkern und einige Stärkekörnchen; 230fach vergrößert.

G. Eine Anzahl Bakteroiden, aus den Zellen von F befreit und 1090fach vergrößert.

H. Die Schwärmer des *Rhizobium leguminosarum*, auf Gelatine gezüchtet aus den Bakteroiden. In der Mitte sieht man einzelne der letzteren, wie in ihnen Schwärmer sichtbar werden. Bei s freie Schwärmer. Bei z ein aus Schwärmern entstandener Zoogloa-Zustand; 1090fach vergrößert.

der Boden keine oder sehr wenig organische Pflanzennährstoffe besitzt; auch Zugabe von anorganischen Stickstoffverbindungen, wie Nitraten, bessert dann den Schwächezustand nicht oder sehr wenig. Wohl aber entwickelt sich die Pflanze auch ohne jene Infektion und ohne Wurzelknöllchen in jeder Beziehung üppig, sobald Humus, also organisches Nahrungsmaterial zur Ernährung geboten wird. Die Symbiose mit dem *Rhizobium* ersetzt also der Erbse und der Lupine die organische Nahrung, die sie sonst im Humus und im Dung finden und mit der sie ohne Pilzhilfe sich üppig entwickeln können, indem diese Pflanzen, wenn sie anorganische Kohlen- und Stickstoffnahrung ausgiebig assimiliieren sollen, dazu der Mithilfe eines pilzlichen Organismus bedürfen. Damit mag wohl auch der Umstand zusammenhängen, daß diese Leguminosen ihre Knöllchen, in denen assimilierte Stickstoffnahrung bis zum Beginne der Fruchtreife einstweilen niedergelegt wird, auf Böden, die sehr arm an organischen Verbindungen sind, in besonderer Größe entwickeln, auf humusreichem Boden dagegen dieselben merklich kleiner bleiben lassen. Andere Leguminosen sind aber in ihren Nahrungsbedürfnissen nicht ohne weiteres mit der Erbse und der Lupine zu vergleichen, manche verhalten sich sicher anders; so hat z. B. die Buschbohne von der Symbiose mit

dem auch in sie einwandernden Rhizobium keinen Nutzen. Es bedarf noch vieler Untersuchungen, um in dieser Frage schrittweise weiter zu kommen.

Durch die Fähigkeit der Pflanzen, ungebundenen Stickstoff in Verbindungen überzuführen wird auch ein Kreislauf des Stickstoffes in der Natur unterhalten. Denn es finden auf der Erde immerwährend Prozesse statt, bei denen umgekehrt Stickstoff aus Verbindungen wieder frei wird. Das ist der Fall, wenn stickstoffhaltige organische Substanzen verbrennen, und namentlich bei der Fäulnis und Verwesung derselben; ferner findet im Erdboden bei Sauerstoffmangel eine Reduction der Nitrate statt, wobei freier Stickstoff entwickelt wird; auch im tierischen Stoffwechsel ist Bildung von gasförmigem Stickstoff aus in den Darm eingeführten Stickstoffverbindungen nachgewiesen; endlich findet auch fast bei jeder Reimung von Pflanzensamen ein gewisser Verlust in Form von freiem Stickstoff statt, der aus den nicht vollständig verbrauchten und dann in Fäulnis übergehenden Bestandteilen des Samens stammt.

### 3. Organische Verbindungen als Nahrungsmittel der Pflanzen.

Von manchen Pflanzen werden die Elemente der verbrennlichen Substanz, namentlich Kohlenstoff und Stickstoff, auch in Form organischer Verbindungen als Nahrung aufgenommen. Es giebt hier alle Abstufungen von solchen Fällen, wo diese Ernährungsweise obligatorisch ist, bis zu solchen, wo sie rein facultativ auftritt, d. h. wo organisches Material nur nebenher, wenn es geboten ist, zur Ernährung verwendet wird. Sämtliche Chlorophylllosen Pflanzen, zu denen alle Pilze und einige Phanerogamen gehören, sind notwendig auf organische Verbindungen angewiesen, denn bei ihnen findet, wie Versuche gezeigt haben, im Lichte Kohlensäurezersehung und Sauerstoffausscheidung nicht statt, da sie eben des Chlorophylls, also des Organes für diese Assimilation entbehren. Aber auch einige chlorophyllhaltige Pflanzen werden wir kennen lernen, welche eine Lebensweise führen, bei der es notwendig auf Ernährung aus organischen Verbindungen ankommt.

Es giebt nun im Pflanzenreiche mehrere biologische Einrichtungen, durch welche eine Versorgung mit organischen Verbindungen ermöglicht wird. Die eine ist der Saprophytismus. Es handelt sich hier um Pflanzen, welche man generell als Fäulnisbewohner oder Saprophyten bezeichnet, weil für ihre Ernährung lebloses organisches Material dient, welches abstammt von allerhand organischen Stoffen, zumal von abgestorbenen, in Fäulnis übergehenden Tier- und Pflanzentrümmern. Zu dieser Klasse von Nahrungsstoffen gehört auch der Humus, der ja aus organischen kohlen- und stickstoffhaltigen Verbindungen besteht, welche aus den Pflanzentrümmern herkommen. Gewächse, die besonders aus ihm ihre Nahrung schöpfen, sind in ihrem Vorkommen in der Natur an humusreiche Böden gebunden und werden darum als Humusbewohner bezeichnet; man kann sie mit Rücksicht auf ihre eigenartige Nahrung Humuszehrer nennen. Bei dem Saprophytismus sehen wir nun entweder

die Pflanzen selbst mit der Fähigkeit begabt, jenes organische Material zu assimilieren; wir können sie autophag nennen. Oder die Pflanze tritt mit einer anderen des Saprophytismus in hohem Grade fähigen Pflanze in ein gemeinschaftliches Leben, Symbiose, und läßt sich durch diese, wie durch eine Anne, mit den assimilierten organischen Stoffen ernähren.

Eine andere Einrichtung zur Erwerbung organischer Nahrungsstoffe ist der Parasitismus, wo die Pflanze als Schmarotzer oder Parasit auf einem andern Organismus lebt, um von den organischen Bestandteilen desselben sich zu ernähren. Dieses andere Lebewesen, welches der Wirt des Parasiten genannt wird, ist bald eine Pflanze, bald ein Tier; es giebt also pflanzenbewohnende und tierbewohnende Schmarotzerpflanzen. Meistens erleidet der Wirt durch den seitens des Parasiten an ihm verübten Raub krankhafte Veränderungen.

Ein drittes Mittel endlich, Nahrung in Form organischer Verbindungen sich anzueignen, welches jedoch nur auf sehr wenige Pflanzen beschränkt ist, ist der Insectenfang.

#### A. Der Saprophytismus.

Die vielerlei organischen Abfälle, welche die lebenden Wesen während ihres Lebens und bei ihrem Tode dem Erdboden überlassen, können schon als solche, noch bevor sie in die anorganischen letzten Zersetzungsproducte übergegangen sind, wieder für die pflanzliche Ernährung verwertet werden. Die Fähigkeit, solche Substanzen zu assimilieren, ist jedenfalls im Pflanzenreiche weit verbreitet, nur giebt es Abstufungen von denjenigen Fällen, wo solche Nahrung die allein brauchbare ist, bis zu solchen, wo die Pflanze sie nur facultativ neben anorganischer Nahrung verwendet.

1. Die saprophyten Pilze. Soweit die Pilze nicht zu den Parasiten gehören, sind sie Saprophyten im weitesten Sinne des Wortes. Denn sie kommen in der Natur nur vor und gedeihen nur auf Substraten, in welchen organische Verbindungen vorhanden sind. So die zahlreichen humusbewohnenden Pilze, zu denen namentlich die größeren Wald- und Wiesen Schwämme gehören, die als wahre Humuszehrer zu betrachten sind; ferner die totbewohnenden Schwämme, die auf Excrementen, Düngerplätzen zc. vorkommen oder wie der Champignon auf Pferdebedung kultiviert werden; die Menge kleiner Pilze, die sich fast auf allen im Freien verwesenden Pflanzenteilen ansiedeln, endlich auch die Schimmelpilze, welche organische Kunstproducte, wie Brot, Käse, Fleischwaren zc. befallen, nicht minder auch die Geseppilze, welche aus zuckerhaltigen Flüssigkeiten, und die Fäulnisbakterien, welche aus faulenden organischen Substanzen sich ernähren. Der Mangel des Chlorophylls und die damit zusammenhängende, auch experimentell constatierte Unfähigkeit, Kohlensäure zu assimilieren, zwingt diese Pilze ihre Nahrung in Form organischer Verbindungen aufzunehmen; für sie ist darum der Saprophytismus obligatorisch,

und die Pilze sind denn auch unter allen Pflanzen als die geschicktesten, autophagen Saprophyten zu betrachten. Bei den eben genannten Pilzen durchwuchert immer das Mycelium, welches das Ernährungsorgan derselben darstellt, das Substrat weit und breit, hier überall nicht nur gelöste Nahrungsstoffe aufsaugend, sondern sehr oft auch feste Körper lösend, beziehentlich durchbohrend. Die Myceliumsfäden lösen Stärkemehlkörner und selbst harte Zellmembranen auf; sie können z. B. die dicken Membranen der Holzzellen nach allen Richtungen durchbohren, wie die auf faulem Holze wachsenden Pilze und der im Bauholz wuchernde Hausschwamm zeigen. Auch der Humus ist in der Regel von Myceliumsfäden reichlich durchzogen, welche die noch mehr oder weniger in ihrer Gewebestructur erhaltenen Pflanzenreste, aus denen er besteht, nach allen Richtungen durchwühlen und auflösend zertrümmern. Die Zerstörungen, welche diese Pilze anrichten, hängen also mit ihrer Ernährungsthätigkeit zusammen. Auch die anderen chemischen Einwirkungen auf das Substrat, z. B. die Erregung der Fäulnis und Verwesung durch die Schimmelpilze und Fäulnisbakterien, fallen unter diesen Gesichtspunkt. Viele saprophyte Pilze hat man auch erfolgreich versucht mit bestimmten einzelnen organischen Verbindungen zu ernähren. Für viele Bakterien, Hefepilze und Schimmelpilze genügt zur Ernährung Zucker oder ein anderes lösliches Kohlenhydrat, oder auch Weinsäure, Traubensäure (von der die rechtsdrehende Weinsäure aufgenommen wird, die linksdrehende zurückbleibt) oder andere organische Säuren oder Glycerin, wenn gleichzeitig eine geeignete Stickstoffverbindung, z. B. Ammoniak geboten ist, während Salpetersäure ein schlechtes Stickstoffnahrungsmittel für Pilze ist. Auch kann durch eine organische Stickstoffverbindung allein die Ernährung erfolgen: Eiweißstoffe, Peptone, Amide, (wie Asparagin, Leucin, Tyrosin), Harnstoff, Hippursäure, Harnsäure, Glykoll, Guanin, Kreatin, Acetamid, Propylamin sind jedes für sich allein vortreffliche Pilznahrungsmittel. Darum werden auch Gelatine, Fleischextract, Fruchtdecote u. zur künstlichen Kultur der saprophyten Pilze benutzt.

2. Saprophyte Ernährung bei Phanerogamen. a) Auf autophagem Wege. Die Fähigkeit, sich autophag aus organischem Materiale kohlen- und stickstoffhaltige Nahrung anzueignen, ist wahrscheinlich auch unter den höheren chlorophyllführenden Pflanzen weit verbreitet. Nur ist diese Ernährungsweise hier nicht gerade obligatorisch, denn es gelingt ja, wie wir oben sahen, diese Pflanzen auch durch rein anorganische Nahrungsmittel, wie Kohlenensäure, Wasser, Salpetersäure, zur Entwicklung zu bringen. Zunächst ist nachgewiesen, daß eine große Anzahl organischer Stickstoffverbindungen, die namentlich in den animalischen und vegetabilischen Düngemitteln vorkommen, den Kulturpflanzen als Stickstoffnahrung dienen können. Die bisher freilich fast immer nur mit der Maispflanze angestellten diesbezüglichen Versuche haben dies ergeben für folgende Verbindungen: 1. Harnstoff, mit welchem Mais bis zur Körnerbildung kam, und der auch in der Pflanze als aufgenommen nach-



gewiesen wurde, 2. Harnsäure, welche schwächer und wahrscheinlich nur durch ihr Zersetzungsproduct, Ammoniak, wirkte, 3. Hippursäure, welche Hafer und Mais bis zur Körnerbildung ernährte und dabei in Glykoll und Benzoesäure gespalten wurde, 4. Glykoll, womit Mais zu reichlicher Körnerbildung gelangte, 5. Kreatin, ebenfalls von günstiger Wirkung auf die Maispflanze, in welcher dasselbe noch teilweise unzerlegt nachweisbar war, 6. Guanin, 7. Asparagin, 8. Leucin und Tyrosin, 9. Acetamid. Im Vergleich mit den anorganischen Stickstoffnahrungsmitteln des Mais und des Hafers hat sich aber herausgestellt, daß keine der genannten organischen Verbindungen in ihrer Wirkung der Salpetersäure gleichkommt, sondern höchstens diejenige der Ammoniumsälze erreicht. Man sieht also, daß von diesen Stickstoffverbindungen und also von den Düngemitteln, in denen sie enthalten sind, der größte Nährwert wenigstens für die genannten Pflanzen erst zu erwarten ist, wenn dieselben soweit verrottet sind, daß jene organischen Verbindungen in Nitrate sich umgewandelt haben. Auch der Humus kann von den höheren Pflanzen direct als Nahrungsmittel verwertet werden. Bis jetzt war zwar nur constatirt, daß Auszüge, die aus Dammerde mittelst Wasser oder kohlensaures Kali enthaltendem Wasser bereitet sind, von Pflanzen, besonders von *Polygonum persicaria*, so durch die Wurzeln absorbiert werden, daß sich ein teilweises Verschwinden der gelösten Humuskörper aus der Flüssigkeit nachweisen läßt. Ob die Pflanze hierbei autophag thätig war und ob der Humus eine wirkliche Production an der Pflanze erzielte, ist daraus nicht zu ersehen. Wohl aber wird diese Frage durch folgenden Versuch bejaht. Wenn man in gleichgroße Kulturgefäße Humusboden oder reinen Moorboden bringt und vergleichungsweise einige dieser Böden mehrere Stunden lang mit Wasserdampf von 100° C. behandelt, die anderen unerhitzt läßt, so wachsen dann die in den so behandelten Humus gesäeten Pflanzen, z. B. Lupinen, Hafer, Rüben weit üppiger und producieren eine viel reichere Ernte als die in dem gleichen nicht erhitzt gewesenen Humus. So gaben je 4 Lupinenpflanzen in der ersteren Kultur ein Erntegewicht von 55 g, wobei die Pflanzen sehr gut gewachsen waren und reichlich Hülsen und Samen gebildet hatten, in der letzteren nur ein Erntegewicht von 15,5 g, wobei die Pflanzen kleiner und ärmer an Hülsen und Samen waren; oder es gaben je 5 Haferpflanzen im ersteren Falle ein Erntegewicht von 40,3 g, 18 blühende Halme und 597 Körner, im letzteren Falle nur 24,2 g, 8 blühende Halme und 272 Körner. Die Wirkung beruht darauf, daß durch den heißen Wasserdampf ein Teil der ungelösten Humusbestandteile aufgeschlossen, d. h. löslich gemacht wird; es geben z. B. 30 g Moorboden unerhitzt 0,109 g, nach Erhitzen 0,268 g Lösliches. Macht man solche Parallelkulturen mit humusfreiem oder humusarmem Boden, so tritt keine Beförderung der Pflanzenentwicklung in den mit hoher Temperatur behandelten Böden ein. Von dem Humus, der zum größten Teil aus unlöslichen Bestandteilen zusammengesetzt ist, welche von diesen Pflanzen nicht oder nur langsam direct verarbeitet werden

können, wird also erst durch jene Behandlung ein sonst zunächst unbrauchbarer Teil für die Ernährung der Pflanze aufgeschlossen. Daß die Wirkung in der That von den organischen Bestandteilen des Humus ausgeht, lehrt folgender Versuch. Hafer wurde in gleichgroße Kulturgefäße gesät, welche nur humuslosen Sand enthielten. Die eine Anzahl wurde begossen mit einem Extract aus je gleichen Mengen vorher durch heißen Wasserdampf aufgeschlossenen Humusbodens, die andere Anzahl wurde begossen mit der in Wasser aufgelösten Asche ebensolcher gleichgroßer Extracte. Die Kulturen, welche den Humusextract in organischer Form bekamen, lieferten 27,5 g, die welche nur die Aschenbestandteile davon erhielten, 10,1 g Erntegewicht. Dadurch, daß im Wasserdampf von 100° alle Organismen in dem Boden zerstört sind, wird zugleich bewiesen, daß bei dieser Humusverarbeitung die Pflanze autophag thätig ist. Auch wurde schon oben (S. 130) erwähnt, daß Erbse und Lupine, welche anorganische Kohlenstoff- und Stickstoff-Nahrung erst durch die befruchtende Einwirkung eines Mikroorganismus zu erwerben fähig werden, aus Humus sich in der That ohne diese Infektion gut zu ernähren im stande sind.

b) Auf symbiotischem Wege. Nun hat sich aber ferner gezeigt, daß eine sehr große Zahl phanerogamer Pflanzen, besonders solche, welche auf humusreichen Böden zu wachsen lieben, von der ausgezeichneten Fähigkeit, welche die echten humusbewohnenden Pilze besitzen, Humus zu Pflanzensubstanz wieder zu verarbeiten, dadurch Nutzen ziehen, daß sie sich von diesen Pilzen ernähren lassen, indem sie regelmäßig überall, wo sie in der Natur vorkommen, ihre Saugwurzeln mit einem Pilzmycelium in Symbiose (S. 132) bringen. Durch diese Vereinigung mit dem Pilz ergeben sich Organe, welche aus zweierlei lebenden Wesen bestehen: aus der Pflanzenwurzel und aus dem Pilzmycelium, die aber beide mit einander gemeinsam leben, gemeinsam weiterwachsen und gemeinsam functionieren; ich bezeichnete sie als Mycorhiza oder Pilzwurzel (Fig. 33). Dieselbe tritt in der Natur in verschiedenen Formen auf. Entweder befindet sich der Pilz auf der Außenseite der Wurzel, dieselbe wie mit einem Mantel vollständig einhüllend: ectotrophische Mycorhiza. Die Pilzfäden sind in ein- oder mehrfacher Lage zu einem Pseudoparenchym verflochten, welches mit den in diesem Falle ziemlich groß werdenden Wurzelepidermiszellen organisch fest vereinigt ist, indem es nicht bloß den Außenwänden derselben aufgewachsen ist, sondern auch zwischen die Seitenwände eindringend diese Zellen umklammert. Dieser Pilzmantel zieht sich lückenlos über die ganze Saugwurzel und auch über deren Vegetationspunkt hin, der dann gewöhnlich nur eine schwach entwickelte Wurzelhaube (Fig. 13) besitzt; an diesem Punkte zeigt sich auch der Pilzmantel aus den jüngsten und daher wachstums- und teilungsfähigen Fäden zusammengesetzt, er wächst hier selbst in gleichem Schritte mit dem Wurzelvegetationspunkte weiter. Hiernach kann die Nahrung in die Mycorhiza nur dadurch gelangen, daß sie den lebenden Pilzmantel durchwandert oder, mit anderen Worten: der Pilz verrichtet bei der Ernährung der Pflanze Ammendienst. Darum entwickelt jede solche verpilzte

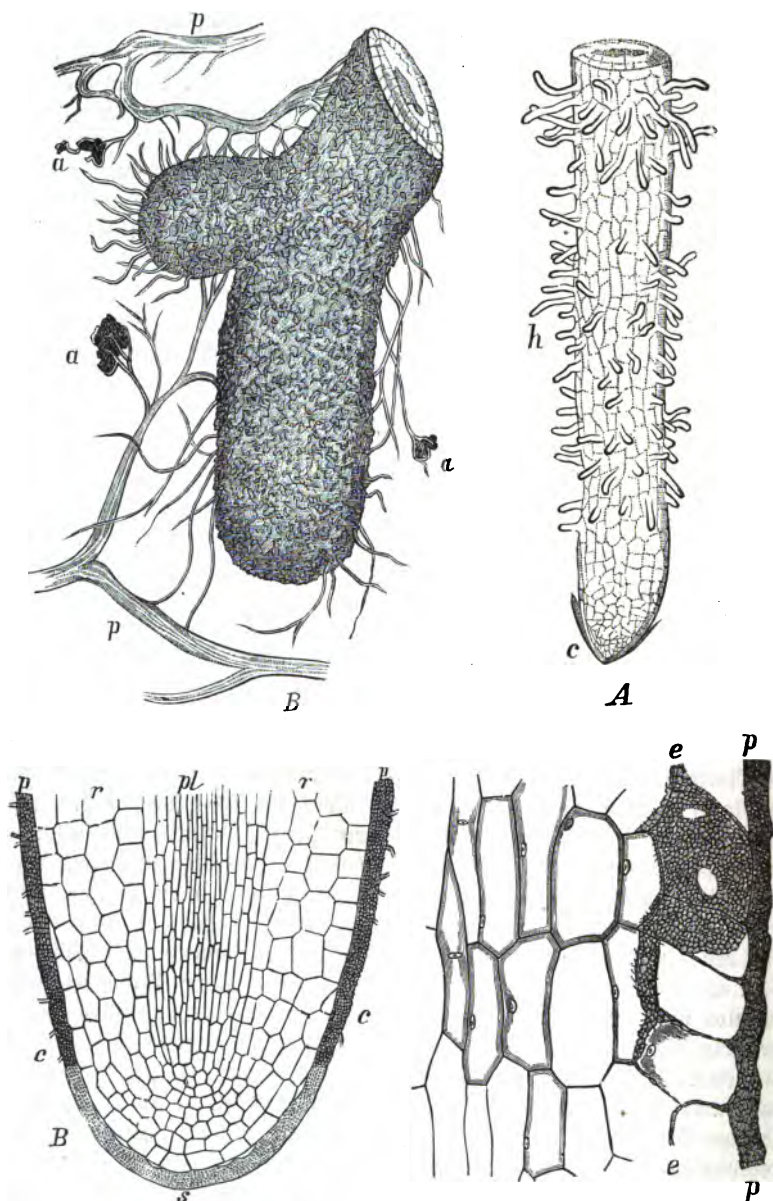


Fig. 33. Die Mycorrhiza der Rotbuche.

A Buchenwurzel in einem durch Sterilisierung pilzfrei gemachten Waldbhumus gewachsen, unverpilzt, mit Wurzelhaaren h. Bei c die Wurzelspitze mit der Wurzelhaube; mehrmals vergrößert.

B Buchenwurzel in demselben, aber nicht sterilisierten Waldbhumus gewachsen, als Mycorrhiza, d. h. ganz mit einem Pilzgewebe umgeben, von dem eine Menge Pilzfäden und Pilzfädenstränge p in den Humus eindringen, bei a mit demselben verwachsen. Vergrößerung wie bei A. Darunter zeigt B einen Längsschnitt durch die Spitze der Mycorrhiza, stärker vergrößert, wo man den ringsum gehenden Pilzmantel p erkennt, der an seiner Spitze s aus jüngsten Zellen besteht. r Wurzelrinde, pl Plerom (Anfang des Gefäßbündels), von cc an liegt das Meristem der Wurzel mit Andeutung von Wurzelhaubenbildung. Rechts davon ein Stück dieses Längsschnittes noch stärker vergrößert, um zu zeigen, wie die Epidermiszellen e nicht bloß außen, sondern auch nach innen zu von dem Pilz umspinnen sind, dessen Gewebe zahllose kleine Zellen bildet. (Frank u. Etschsch, Wandtafeln X.)

Wurzel auch keine Spur von Wurzelhaaren, welches die eigenen Ernährungsorgane der Wurzel sind; vielmehr gehen meistens von dem Pilzmantel nach außen hin eine Menge Pilzfäden und selbst dickere, aus vielen Pilzfäden bestehende Stränge aus, welche sich in dem umgebenden Humus weiter verbreiten; wir sehen diese Fäden an vielen Punkten mit den festen Teilchen des Bodens verwachsen, gleichwie es sonst die Wurzelhaare thun. Diese Fäden ersetzen also gleichsam die letzteren; sie holen die Nahrung für die Mycorrhiza aus dem Humus heran. Wir haben hier die gewöhnlichen im Humusboden lebenden Pilzmycelien vor uns; mit ihnen gehen die Saugwurzeln der betreffenden Pflanze, diese Symbiose ein, um sich mit ihrer Hilfe aus Humus ernähren zu lassen. Da die Pilzfäden es sind, welche die Nahrung aus der Umgebung herbeileiten so bedürfen diese Mycorrhizen auch keines besonderen Längenwachstums, während die vermehrte Anzahl, in der dieselben sich bilden, für die Pflanze von Vorteil ist. Damit hängt es eben wohl zusammen, daß diese Mycorrhizen von den unverpilzten Wurzeln auch in der Gestalt abweichen, indem sie kürzer und etwas dicker, zugleich aber reich verzweigt sind, so daß sie oft korallen- oder büschelförmige Bildungen darstellen. Die zur Wurzelsymbiose fähigen Pilze leben besonders im Baum- und Waldbhumus. Darum bilden sich die Wurzeln der betreffenden Pflanzen nicht als Mycorrhizen, sondern unverpilzt und mit Wurzelhaaren in jedem solchen Boden, welcher keinen derartigen Humus enthält, und überhaupt steigt mit dem Reichtum einer Bodenstelle an Humus auch die Menge der daselbst wachsenden Mycorrhizen. Eine zweite Form von Mycorrhizen kann als endotrophische bezeichnet werden, weil der Pilz hier innerhalb der Wurzelzellen sich befindet. Bei der einen Form lebt derselbe im Innern der Epidermiszellen, die hier relativ weit und mit einem Geflecht von Pilzfäden ausgefüllt sind, von denen einzelne auch an die Oberfläche der Wurzel nach außen gehen. Diese Mycorrhizen sind von großer Länge und haardünn; sie bestehen nur aus der dicken pilzerfüllten Epidermis und aus dem Fibrovasalstrange; die Rinde fehlt. In

einem anderen Falle sind die Wurzeln dicker, sie besitzen eine wohl ausgebildete Rinde und in dieser, besonders in einer ringsum gehenden Zone von sehr weiten Rindezellen sind große Knäuel enthalten, welche aus Pilzfäden bestehen, von denen einzelne auch durch die Zellwände hindurchbringen und teils mit den benachbarten pilzführenden Zellen zusammenhängen, teils an die Oberfläche der Wurzel hinauswachsen. Es ist also klar, daß auch bei den endotrophischen Mycorrhizen der Pilz bei der Erwerbung und Zubereitung der Nahrung eine wichtige Rolle spielen muß. Mycorrhizen sind zunächst zu finden bei allen bis jetzt bekannten chlorophyllfreien Phanerogamen soweit sie nicht Parasiten sind, also bei den chlorophylllosen Humusbewohnern, nämlich bei *Monotropa hypopitys*, welche im Humus von Laub- und Nadelwäldern wächst und ausnahmslos ectotrophische Mycorrhizen besitzt, und bei den chlorophyllfreien Waldhumusbewohnenden Orchideen *Neottia nidus avis*, *Corallorhiza innata*, *Epipogon Gmelini*, bei denen regelmäßig sämtliche Wurzeln, beziehentlich des Rhizom nach dem Typus der endotrophischen Mycorrhiza mit rindebewohnendem Pilze ausgebildet sind. Wegen des Chlorophyllmangels ist hier die Humusernährung obligatorisch. Eine große Anzahl chlorophyllhaltiger Humusbewohner besitzt aber ebenfalls constant Mycorrhizen. Dazu gehören vor allen Dingen unsere wichtigsten Waldbäume, nämlich sämtliche Cupuliferen und waldbildenden Coniferen, die Betulaceen und Salicineen, sowie die Linde, wo wir überall die ectotrophische Mycorrhiza finden. Ferner die Heidehumus und Moorboden bewohnenden Kleinsträucher der Ericaceen und Empetraceen, wo ausnahmslos die oben beschriebene ectotrophische in der Epidermis verpilzte Mycorrhiza auftritt. Endlich eine Menge Kräuter, welche im Waldhumus oder auf humusreichen oder moorigen Wiesen wachsen, nämlich die meisten Orchideen, viele Liliaceen, Smilaceen, Ranunculaceen, Rosaceen, Leguminosen, Umbelliferen, Primulaceen, Labiaten, Compositen u. a., wo überall die endotrophische Mycorrhizaform mit rindebewohnendem Pilze vorkommt. Obgleich diese chlorophyllhaltigen Pflanzen Kohlen säure assimilieren können, werden ihnen doch durch die Wurzelpilze nebenher auch die Bestandteile des Humus direct wieder nutzbar gemacht, indem ihnen daraus wahrscheinlich nicht bloß kohlenstoff- sondern auch stickstoffhaltige organische Substanz zugeführt wird. Auf das letztere deutet nämlich auch der Umstand, daß diese Mycorrhiza-Pflanzen keine Salpetersäure enthalten. Den Nutzen, den die Bäume durch diese Wurzelpilze für ihre Ernährung gewinnen, wird dadurch bewiesen, daß Parallelversuche mit erhitztem und nicht erhitztem Waldhumusboden das gerade umgekehrte Resultat wie bei den authophagen Humusbewohnern haben: so wachsen Buchensämlinge in dem nicht erhitzten Boden, in welchem sie lauter Mycorrhizen bilden, alle gesund und kräftig, während sie in dem erhitzt gewesenen Boden, wo natürlich alle Wurzeln unverpilzt bleiben (Fig. 33 A), weil die Pilzkeime des Bodens getötet sind, sehr bald nach und nach eingehen; sie vermögen also sogar von dem durch Erhitzung aufgeschlossenen Humus, der die autophagen Pflanzen besser ernährt, ohne Pilzjamme nur einen geringen Gebrauch zu machen. Jeder

Versuch aber, die Buche ohne Humus zu ernähren, auch wenn der Boden alle erforderlichen anorganischen Nährstoffe enthält, mißglückt meist sehr bald; hatte die Pflanze dabei schon verpilzte Wurzeln, so verliert sich der Pilz nach und nach, offenbar weil ihm die Humusnahrung fehlt.

### B. Der Parasitismus.

I. Chlorophylllose Schmarozerpflanzen. Daß die Pflanzen beim Fehlen des Chlorophylls die kohlenstoffhaltige Nahrung in Form organischen Materiales erheischt, ist ohne Weiteres klar. Auch darüber, daß die Parasiten freies Stickstoffgas zu assimilieren vermöchten, ist nichts bekannt; und Salpetersäure nehmen sie, soweit sie geprüft sind, aus ihren Nährpflanzen auch nicht auf. Man darf daher annehmen, daß die Schmarozerpflanzen sowohl die stickstofffreien als auch die stickstoffhaltigen Substanzen in Form fertig gebildeter organischer Verbindungen aus ihren Wirten beziehen. Die Art und Weise, wie sie sich auf den letzteren ansiedeln, steht auch, wie das Nachstehende zeigen wird, auf das Deutlichste mit diesen Bedürfnissen im Einklang. Zu den chlorophylllosen Schmarozerpflanzen gehören folgende:

1. Die parasitischen Pilze. Die niedrigsten Wesen dieser Art, die Bakterien, sind meist Bewohner des Tierkörpers, wo diese mikroskopischen einzelligen Organismen im Blute oder in verschiedenen Organen leben und sich ernähren. Die echten Pilze, welche ein aus vielen fadenförmigen Zellen bestehendes Ernährungsorgan, das Mycelium, besitzen, legen dasselbe, soweit sie Parasiten sind, immer in zweckentsprechender Weise in denjenigen Organen des Wirtes an, aus welchen sie ihre Nahrung entlehnen müssen. Wir unterscheiden die pflanzenbewohnenden Schmarozerpilze in epiphyte und endophyte Parasiten. Bei den ersteren entwickelt sich das gesamte Mycelium auf der Oberfläche der Nährpflanze, es überzieht nur die Epidermis, allerdings meist mit kleinen, seitlich aus den Myceliumfäden getriebenen blasigen Fortsätzen (Haustorien) in das Innere der Epidermiszellen eindringend, wie bei den Mehlthauptpilzen. Die übergroße Mehrzahl der Schmarozerpilze ist endophyt, das Mycelium befindet sich im Innern des Pflanzenkörpers. Bei diesen bohrt sich der Keimschlauch, den die auf der Oberfläche des Pflanzenteiles keimende Pilzspore treibt, durch die Epidermis gerade hindurch und erwächst in den inneren Geweben zum Mycelium; hierbei wuchern die Pilzfäden entweder nur zwischen den Zellen der Nährpflanze, aber dieselben oft reichlich umklammernd oder umspinnend und auf diese Weise sie ausaugend, oder sie dringen sogar ins Innere der Zellen ein, dieselben auch innen erfüllend, ihre Membranen durchbohrend und schließlich auflösend und so das Zellgewebe ganz zerstörend. Die Brandpilze, die Rostpilze, die Peronosporen, viele Pyrenomyceten sind lauter endophyte Parasiten. Jeder Schmarozerpilz ist in der Regel nur auf eine oder wenige bestimmte Nährpflanzen angewiesen und pflegt auch nur bestimmte Teile des Wirts, bald Wurzeln, bald Blüten und Stengel, bald Blütenteile oder Früchte zu befallen.

2. Die *Cuscutaceen* oder *Seidenarten*. Diese phanerogame Pflanzenfamilie besteht aus Schmarogerpflanzen mit windendem Stengel, der keine grünen Blätter, sondern nur Blütenknäuel trägt und auch nicht mit einer Wurzel im Boden steht; er windet sich vielmehr um andere Pflanzen, derjenige der Flachsseide (*Cuscuta epilinum*) auf den Flachs, der der Klee-seide (*C. epithymum*) auf Klee und viele andere Kräuter, der der gemeinen Seide (*C. europaea*) auf Nesseln, Hopfen, Hanf u. Die Samen der *Cuscutaceen* keimen auf der Erdoberfläche, aber die feinen Keimstengel umschlingen sehr bald in der Nähe wachsende Nährpflanzen. An der dem Wirt anliegenden Seite ihrer Stengelwindungen treiben sie Saugorgane oder Haustorien, womit hier nebenwurzelartige Bildungen bezeichnet werden, welche sich in den Nährstengel bis zu dessen Gefäßbündeln einbohren und mit ihm organisch verwachsen. Durch diese Organe bezieht der Parasit alle Nahrung aus der Wirtspflanze. In den Blütenföhlchen der Seidenarten sind zwar Spuren von Chlorophyll nachgewiesen, die auch tatsächlich schwache Kohlensäurezersehung zu stande bringen; doch ist dieser Proceß so wenig ausgiebig, daß er die parasitische Ernährung nicht zu ersetzen vermag.

3. Die *Drobanchaceen*, ebenfalls eine phanerogame Parasitenfamilie, deren Stengel nur als eine einfache aufrecht stehende Blütentraube aus der Erde herauskommt. Die Arten von *Orobanche*, in denen ebenfalls Spuren von Chlorophyll sich finden, schmarozen mit ihrer im Boden befindlichen zu einem Saugorgan angeschwollenen Stengelbasis in der Wurzel einer anderen Pflanze, z. B. der Kleewürger (*O. minor*) auf Kottlee, der Hanfwürger (*O. ramosa*) auf Hanf und Tabak. Die ganz chlorophylllose *Lathraea squamaria* ist vermittels Haustorien, die sich an ihren aus dem Rhizom entspringenden Wurzeln bilden, mit lebenden Baumwurzeln verwachsen.

4. Die *Balanophoreen*, nicht grüne Phanerogamen der heißen Zone, deren Blütenhöhlchen aus einem Knollen hervowachsen, welcher dünnen Wurzelzweigen anderer Pflanzen aufsitzt.

5. Die *Rafflesiaceen*, chlorophyllfreie Phanerogamen der heißen Zone, welche meist nur aus einer Blüte oder aus einem Blütenstande bestehen, der unmittelbar aus der Wurzel oder dem Stengel einer Nährpflanze hervorbricht.

II. Chlorophyllhaltige Parasiten. Es giebt einige Gewächse, welche im Besitze gewöhnlicher chlorophyllreicher Blätter sind; gleich anderen Pflanzen, und dennoch parasitische Lebensweise führen. Von denselben ist auch nachgewiesen, daß sie Kohlensäure mittels ihrer Chlorophyllkörner assimilieren. Bei ihnen werden also hauptsächlich wohl die stickstoffhaltigen und die mineralischen Nährstoffe durch den Wirt bezogen werden. Hierher gehören:

1. Die *Loranthaceen*, auf den Ästen von Bäumen wachsende Holzpflanzen, die hauptsächlich in den Tropenländern vorkommen, in Deutschland besonders durch die Mistel (*Viscum album*) vertreten sind, die auf mehr als 50 verschiedenen Laub- und Nadelbaum-Species auftritt. Von der Basis des Mistelstämmchens aus gehen durch die Rinde des Nährastes, besonders dem

Cambium in der Längsrichtung folgend, die sogenannten Rindenwurzeln, von denen stellenweise wieder andere Fortsätze in radialer Richtung ins Holz einbringen, die sogenannten Senker, welche, indem ein Teil ihrer Zellen in entsprechender Weise verholzt und ein anderer Teil in der Gegend der Cambiumschicht meristematisch bleibt, an der Bildung des Holzkörpers des Nährastes teilnehmen. Durch diese Gewebeverbindung erscheint und functioniert der Mistelbusch wie ein eigener Ast der Nährpflanze.

2. Die Wurzelparasiten aus den Familien Santalaceen und Rhinanthaceen, erstere bei uns durch die *Thesium*-Arten, letztere durch die Gattungen *Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Euphrasia*, *Pedicularis* vertreten, auf Wald- und Wiesenboden, teilweise auch als Unkräuter auf Ackerland wachsende und im Boden wurzelnde, daher wie gewöhnliche Pflanzen aussehende Kräuter. Dieselben lassen sich aber nur kultivieren, wenn neben ihnen andere grüne Pflanzen wachsen, was damit zusammenhängt, daß ihre Wurzeln an zahlreichen Punkten kleine warzenförmige Verdickungen, Haustorien, besitzen, welche mit den Wurzeln anderer Pflanzen in Verwachsung treten und dadurch eine parasitische Ernährung zu stande bringen. In gewissen Fällen verwachsen aber diese Haustorien mit toten Pflanzentrümmern, und dann würde ein Saprophytismus vorliegen.

### C. Der Insectenfang.

Durch eigentümliche Einrichtungen vermögen einige wenige mit chlorophyllhaltigen Blättern versehene Phanerogamen nebenher auch tierische Nahrung zu verwerten. Zu diesen sogenannten insectenfressenden oder fleischverdauenden Pflanzen gehören folgende: Die Fliegenfalle (*Dionaea muscipula*), bei der durch plötzliches Zusammenschlagen des durch Berührung gereizten Blattes Insecten, die sich auf ein solches gesetzt haben, gefangen werden, zweitens die Arten des Sonnentau (*Drosera*), deren Blätter oberseits mit vielen großen Drüsenhaaren besetzt sind, welche ein klebriges Secret abgeben, an dem kleine Tierchen haften bleiben, über welchen sich dann infolge eines Reizes die Haare allmählich zusammenschlagen, ferner die Arten von *Pinguicula*, bei denen der Rand des Blattes über kleine Gefangene sich hinwegschlägt, endlich der Rannenstrauch (*Nepenthes*) und die *Sarracenia*, bei denen die Blätter die Form kannenförmiger Schläuche haben, die zum Teil mit aus Drüsen ausgeschiedenem Wasser erfüllt sind, in welchem die Insecten erlaufen. Bei *Dionaea* wird von den auf der Blattfläche sitzenden Drüsen, bei *Drosera* an den Drüsenköpfchen der Haare, bei *Nepenthes* und *Sarracenia* mit dem Wasser des Schlauches zugleich Pepsin abgeschieden, durch welches die eiweißartigen Stoffe der gefangenen Insecten, oder auch absichtlich aufgelegte Fleischstücke in Peptone umgewandelt, also verdaut werden. Zugleich wird auch freie Säure (wahrscheinlich organische Säuren, unter denen Ameisensäure, Propionsäure, Buttersäure vorzukommen scheinen) abgesondert, durch welche Eiweißstoffe als solche in Lösung übergehen. Die



Lösungen werden dann von der Pflanze aufgesogen, wahrscheinlich durch die secernierenden Drüsen selbst. Bei einigen Pflanzen ist es gewiß, daß diese verdauenden Secrete erst infolge der Reizungen ausgeschieden werden, wie bei *Drosera*, *Dionaea*, *Pinguicula*, wo entweder durch chemische Reize, besonders durch die Anwesenheit der zu verdauenden stickstoffhaltigen Körper, oder auch durch mechanische Reize die Secretion in Gang kommt. Notwendig ist aber für diese chlorophyllhaltigen Pflanzen die Insectennahrung nicht, denn sie lassen sich auch ohne solche kultivieren. Aber einen Vorteil scheint ihnen tierische Nahrung zu gewähren, denn bei *Drosera* fand man, daß gefütterte Pflanzen etwas reichlicher Blüten, Samen und Trockensubstanz producieren, als ohne animalische Nahrung vegetierende.

## II. Die Elemente der unverbrennlichen Substanz oder die mineralischen Nährstoffe.

### 1. Der Schwefel.

Jede Pflanze und jeder Pflanzenteil enthält Schwefel. Das ist erklärlich, weil dieses Element zur Constitution der Eiweißstoffe gehört und darum für das Protoplasma jeder Zelle nötig ist. Daher steht auch der Schwefelgehalt der Pflanzenteile in einem gewissen Verhältnis zu dem Gehalt an Eiweißstoffen: in der Asche finden wir Schwefelsäure in Procenten der Trockensubstanz, z. B. bei Lupinenkörnern 0,17, bei Roggenkörnern 0,02, bei Kartoffelblättern 0,54, bei Kartoffelknollen 0,24, bei Holz 0,025. Deshalb lassen sich auch bei vollständigem Ausschluß des Schwefels Pflanzen nicht zu normaler Entwicklung bringen. Die geeignetste Form, in welcher er zur Ernährung taugt, ist diejenige von schwefelsauren Salzen. Daher haben Kainit, schwefelsaures Ammoniak, Gips nicht bloß wegen des Kalis, Stickstoffs und Kaltes, sondern auch weil sie der Pflanze Schwefelsäure bieten, als Düngemittel Bedeutung; indessen bleibt wegen der relativ geringen Mengen von Schwefel, welche, wie aus den obigen Zahlen hervorgeht, die Pflanzen brauchen, und welche schon in den meisten Böden an und für sich vorhanden sind, die Versorgung der Pflanze mit Schwefel durch Düngemittel von untergeordneter Bedeutung. Wie aus den durch die Wurzel aufgenommenen Sulfaten der Schwefel für die Bildung der Eiweißstoffe assimiliert wird, ist nicht näher bekannt. Man findet denselben zum Teil noch in Form von schwefelsauren Salzen in den Pflanzen. Und in gekeimten Erbsen hat sich eine 2 bis 3 fach größere Menge von Schwefel in Form von Schwefelsäure als in ungekeimten Erbsen gefunden. Die Schwefelsäure ist also wahrscheinlich die Vorstufe bei der Bildung der Eiweißstoffe und scheint sich bei Auflösung der letzteren wieder zu bilden, um bei Regenerierung derselben in den neugebildeten Pflanzenteilen wieder verbraucht zu werden.

Wenige Pflanzen bedürfen des Schwefels auch noch zu anderen Stoffbildungen. So die Zwiebeln und andere *Allium*-Arten zur Erzeugung des

schwefelhaltigen Knoblauchöls oder Schwefelallyls, und mehrere Cruciferen zur Bildung des Senföls oder Schwefelcyanallyls.

## 2. Der Phosphor.

Auch dieses Element ist ein nirgends fehlender Pflanzenbestandteil; es kommt als Phosphorsäure in der Pflanze vor, und diese steht in einer nahen Beziehung zu den Eiweißstoffen, denn sie tritt, ohne zur Constitution derselben zu gehören, doch in regelmäßiger Begleitung dieser Körper auf. Darum steigt auch der Gehalt an Phosphorsäure mit demjenigen an Eiweißstoffen. Wir finden z. B. an Phosphorsäure in Procenten der Trockensubstanz in den Lupinenkörnern 1,65, im Lupinenstroh 0,44, im Leinsamen 1,53, in Roggenkörnern 0,98, im Roggenstroh 0,24 in Kartoffelnollen 0,65, im Holze 0,05. Ohne Phosphorsäure ist daher auch keine Pflanze zur Entwicklung zu bringen und bei dem relativ großen Bedarf, den die Pflanzen an Phosphorsäure haben, kann es oft im Boden daran fehlen; daher die günstigen Wirkungen, welche in den meisten Fällen eine Düngung mit Phosphorsäure hervorbringt. Sie wird von den Wurzeln in Form von Phosphaten aufgenommen. Diese stehen in der Natur und in den meisten phosphorsäurehaltigen Düngemitteln in Form des dreibasisch phosphorsauren Kalkes ( $\text{Ca}_3 \text{P}_2 \text{O}_8$ ) zur Verfügung; so in den Knochen, im Guano und in den Phosphoriten. Diese Verbindung hat aber im Wasser eine sehr geringe Löslichkeit, die allerdings etwas erhöht wird bei Gegenwart von Kochsalz oder schwefelsaurem Ammoniak. Die Meinung, daß sie durch Überführung in eine leicht lösliche Verbindung für die Pflanzen leichter aufnehmbar gemacht werden könne, war die Veranlassung, daß man die genannten Düngemittel durch Behandlung mit Schwefelsäure oder Salzsäure in den einbasisch-phosphorsauren oder sauren phosphorsauren Kalk oder Superphosphat ( $\text{Ca H}_2 \text{P}_2 \text{O}_8$ ) umwandelte, welches jedoch im Erdboden allmählich wieder in die dreibasische Phosphorsäure zurückgeht. Allein die unlösliche Phosphorsäure ist für die Pflanze doch auch brauchbar, besonders wenn sie in möglichst feiner Verteilung gegeben wird. Denn man hat schon früher mit dem gedämpften Knochenmehl, dann namentlich mit dem präcipitierten phosphorsauren Kalk und neuerdings mit der Thomasschlacke, die den höchsten Grad staubfeiner Zerteilung besitzt, sehr gute Erfolge erzielt. Es erklärt sich das offenbar aus der Fähigkeit der Pflanze, kleinste feste Teile, mit denen die Wurzelhaare verwachsen können, durch die Wurzelabscheidungen selbst aufzuschließen und dadurch aufnehmbar zu machen (S. 86). Welche nähere Bewandnis es mit der Beziehung der Phosphorsäure zu den Eiweißstoffen hat, ist noch unentschieden. Aber aus dieser nahen Beziehung ist auch erklärlich, warum die Phosphorsäure bei der Ernährung der Pflanzen in einem richtigen Parallelismus mit dem Stickstoff geboten werden muß, um die größten Erfolge von ihr zu haben. Man darf ungefähr rechnen, daß ihre Menge zu dem Stickstoffgehalte der Pflanze wie 1 : 2 sich verhalten muß.

### 3. Das Chlor.

Das Chlor ist in Form von Chloriden ein ausnahmsloser Bestandteil aller Pflanzen, findet sich jedoch meist nur in einer geringen Menge, welche Bruchteile von Procenten der Trockensubstanz nicht überschreitet. Nur in den kali- und natronreicheren Pflanzenteilen ist es etwas reichlicher enthalten, z. B. in den Futterrunkeln zu 2,25, in den Zuckerrüben zu 2,01 Procent. Sehr reich aber sind die sogenannten Salzpflanzen, die gerade ausschließlich auf Kochsalzhaltigem Boden vorkommen, an Chlornatrium. Das Verhalten der Pflanzen gegenüber dem Chlor ist jedenfalls sehr ungleich. Während die eigentlichen Salzpflanzen sogar den stärksten Kochsalzgehalt des Bodens vertragen, ist für die meisten andern Gewächse schon ein einigermaßen größerer Gehalt an Chlornatrium von giftiger Wirkung, indem z. B. schon 0,1 Procent Kochsalz im Boden für Fichten nachteilig ist, und z. B. eine  $\frac{1}{2}$  procentige Auflösung von Kochsalz in Wasser die Keimung von Raps, Klee, Hanf beeinträchtigt. Gewisse Pflanzen, wie der Aderschachtelhalm, soll man durch Kochsalzbüngung ausrotten können. Auch Chlorcalcium und Chlormagnesium wirken schon in geringen Concentrationen nachteilig, weniger das Chlorkalium. Von letzterem, welches ja wegen des Kalis auch als Düngemittel Anwendung findet, ist sogar konstatiert, daß es die vortheilhafteste Form ist, in welcher das Kalium der Pflanze geboten werden kann. Wenigstens produzierten Buchweizenpflanzen in übrigens gleichen Nährlösungen mit Chlorkalium 387 Körner, in den Parallelkulturen mit saurem phosphorsaurem Kali 184, mit schwefelsaurem 147, mit salpetersaurem 150 Körner. Die Beobachtungen, daß Buchweizenpflanzen ganz ohne Chlor bis zur Entwicklung einer Anzahl keimfähiger Samen gezogen werden konnten, spricht nur dafür, daß die in dem ausgesäeten Samen enthaltene geringe Menge Chlor zu einer nothdürftigen Entwicklung ausreicht, beweist aber nicht, daß dem Chlor jeder Nutzen für die Pflanze abgeht. Bei den Salzpflanzen (*Salicornia*) ändert der Chlormangel nur den Habitus: die Pflanzen sind bedeutend dünner, gar nicht saftig-fleischig und ganz undurchsichtig und dunkelgrün, weil die Parenchymzellen des Stengels 2—4 mal enger sind als bei den mit Kochsalz erzogenen, wo die weiteren saftreicheren Zellen die charakteristische blaßgrün-durchsichtige, dick fleischig-saftige Beschaffenheit bedingen.

### 4. Das Silicium.

Kieselsäure ist in den meisten Pflanzen nur in sehr geringen Mengen enthalten; um so auffallender ist es, daß einige Gewächse in ihren Stengeln und Blättern ungeheuer reich daran sind. Zu diesen sogenannten Kieselpflanzen gehören die Getreidearten. Es enthalten z. B. davon in Procenten der Trockensubstanz Roggenstroh 2,7, Weizenspelzen 12,17, Gerstengrannen 10,07; und zwar kommt hierbei überhaupt ein sehr großer Teil der Asche auf Kieselsäure, denn dieselbe beträgt in der Stroh-asche 50 bis 70, in der Asche der Spelzen und Grannen über 80 Procent. Noch kieselreicher sind die Schachtelhalme (*Equisetum*),

die je nach Arten in der Asche 66 bis 97 Procent Kiesel-erde enthalten. Das Silicium ist als nirgendsfehlender Bestandteil des Bodens den Pflanzen in reichen Mengen geboten und wird von ihnen in Form löslicher Silicate aufgenommen. Die Pflanze verwendet es mit als Baustoff der Zellmembran als teilweisen Ersatz für Cellulose. Dabei ist es, namentlich bei den kieselreichen Pflanzen; fast ausschließlich der Außenwand der Epidermiszellen eingelagert und ist daher die Ursache der schneidenden Rauigkeit, welche die Blätter der Gräser, die Grannen des Getreides zc. besitzen, und welche bei den Schachtelhalmen so weit geht, daß man diese Pflanzenteile zum Polieren, zum Zinnschleuern zc. benutzen kann. Auch bei einer ganzen Ordnung einzelliger Algen, den Diatomaceen, ist Kiesel-erde der Zellmembran eingelagert. Alle hier genannten kieselreichen Zellen lassen daher beim Verbrennen oder Verwesens ein Kieselstelet oder einen Kieselpanzer zurück, an welchem noch alle Strukturverhältnisse der unverfäulerten Zellmembran erhalten sind. In den Samen tritt dagegen dieses Element außerordentlich zurück; so enthalten an Kiesel-erde Roggen- und Weizenkörner nur etwa 0,04, Lupinenkörner etwa 0,01 Procent der Trockensubstanz. Das Silicium bewirkt also bei den Kieselpflanzen, daß die Oberfläche der grünen Teile eine Härte bekommt, die vielleicht als Schutz gegen Tierfraß vorteilhaft ist. Größere Festigkeit der Pflanze aber wird durch die Kiesel-erde nicht erzielt, weil diese ja durch die im Innern liegenden mechanischen Gewebe (S. 19) bedingt wird. Eine notwendige Beziehung zum Pflanzenleben dürfte also dem Silicium nicht zuzuschreiben sein; es haben auch die Vegetationsversuche bewiesen, daß selbst Getreidepflanzen in siliciumfreien Nährlösungen sich normal entwickeln, nur eben nicht die gewöhnliche Schärfe und Härte ihrer Blätter bekommen.

### 5. Das Kalium.

Unter den wenigen für die Pflanzenernährung unentbehrlichen Metallen, nimmt das Kalium einen wichtigen Platz ein. Wir finden es in allen Pflanzen und Pflanzenteilen und zwar in Form von Kalisalzen mit unorganischen namentlich aber mit organischen Säuren. Schon der Umstand, daß in vielen Gewächsen der Kaligehalt der Trockensubstanz bis auf einige Procente steigt, spricht für die Bedeutung dieses Elementes. Es ist auch schlechterdings unmöglich, irgend welche Pflanze bis zu normaler Frucht- und Samenbildung zu ziehen, wenn man ihr sämtliche Nährstoffe außer Kali giebt. Bei dem allgemeinen und zum Teil hohen Bedürfnis der Pflanzen nach diesem Element kann der Ackerboden, der meistens ohnehin keinen besonders hohen Kaligehalt besitzt, leicht soweit an demselben erschöpft werden, daß eine Müdigkeit desselben für den Anbau von Pflanzen, namentlich solcher von stärkerem Kalibedarfe, eintritt. Düngung mit Kalisalzen bewährt sich daher in vielen Fällen als eine vorzügliche Melioration und erhöht die Ernten, besonders wenn zugleich für Phosphorsäure gesorgt wird. Als tauglich zur Ernährung können die anorganischen Kalisalze, namentlich

schwefelsaures und phosphorsaures Kali und Chlorkalium gelten, obgleich der Effect dieser einzelnen Salze je nach Pflanzenarten und Bodenverhältnissen zu wechseln scheint. Als vorzügliches Düngemittel verwenden wir den Rainit, welcher schwefelsaure Kali-Magnesia darstellt, und Chlorkalium. Für Kartoffeln und Rüben haben sich das letztere, für Klee der erstere sich am besten bewährt; dagegen soll auf Moor Rainit das einzig richtige Kalidüngemittel sein. Auch die kalireichen Producte oder Abfälle, wie Kartoffelschlempe, Rübenschnitzel, Melasse und Melassewasser, Traubenschalen und Trester, Weinlaub u. vermögen direct oder nach Verfütterung dem Boden einen Teil seines Kalis wiederzugeben.

Welche Rolle das Kalium im Pflanzenleben spielt, ist noch räthselhaft. Es ist zwar Thatsache, daß gerade diejenigen Pflanzen, welche besonders viel Zucker oder Stärkemehl bilden, auch einen hervorragenden Kaligehalt aufweisen. So enthalten an Kali in Procenten der Trockensubstanz Kartoffelknollen 2,27, Kartoffelkraut 1,86, Wurzeln der Futterrunkeln 3,47, Blätter der Futterrunkeln 4,68, der Zuckerrüben sogar 5,00. Auch die krautigen Teile, wie Stengel und namentlich Blätter anderer Pflanzen sind nicht arm daran; es beträgt diese Zahl für süße Gräser 2,08, jungen Rotklee 3,59, Hafer im Schossen 3,35. In den Tabaksblättern steigt der Kaligehalt bis zu 3,69. Umgekehrt zeigen gerade die Samen keinen besonders hohen Gehalt daran; z. B. Haferkörner 0,51, Zuckerrübensamen 1,30, Lupinentörner 1,17. Im Holze der Baumstämme kommen nur etwa 0,05 bis 0,15 Procent der Trockensubstanz auf Kali. Man hat daher die viel Zucker oder Stärke producierenden Gewächse wegen ihres hohen Kaligehaltes als Kalipflanzen bezeichnet und eine Beziehung des Kaliums zu den Kohlenhydraten angenommen. Aus Vegetationsversuchen mit Buchweizen wollte man sogar schließen, daß das Kalium zur Bildung der Assimilationsstärke in den Chlorophyllkörnern, sowie zu deren Auswanderung aus denselben erforderlich sei. Dafür waren aber die Versuche nicht beweisend. Zur Beurteilung der eigentlichen Bedeutung des Kaliums muß zunächst die Thatsache festgehalten werden, daß nicht bloß bei den Kalipflanzen, sondern auch bei denjenigen Gewächsen, die nicht durch besonderen Kalireichtum hervorstechen, dieses Element ziemlich gleichmäßig über alle Organe verteilt ist. Zieht man Bohnen oder Erbsen in kalifreier Nährlösung, so wachsen die Pflanzen zunächst unter Benutzung des im Samen vorhanden gewesenen Kaliums und bekommen eine Anzahl gut entwickelter Blätter; dann stockt das Weiterwachsen, doch oft setzt es sich weiter fort, indem in gleichem Maße die vorher gebildeten älteren Blätter wieder absterben; es wird nämlich dadurch das wenige Kalium dieser Organe wieder disponibel und den wachsenden oberen Teilen zu ihrer Ernährung zugeführt. Das Kalium erweist sich darin als ein in der Pflanze leicht bewegliches Element. Schränkt man das vorhandene Kalium dadurch auf die minimalsten Spuren ein, daß man bei Beginn der Keimung die Gottlebonen wegschneidet, so entwickelt sich die Pflanze in den kalifreien Nährlösungen in Zwergform, aber darin relativ viel weiter, weil die viel kleineren Organe einen

geringeren Stoffbedarf haben. Selbst in solchen fast kalifreien Pflanzen lassen sich nachweisen: Kohlensäurezersehung, Bildung von Assimilationsstärke, Wanderung von Zucker, Aufspeicherung und Verbrauch von Stärke in der Stärkescheide, Bildung von Chlorophyll, von Gerbstoff. Man muß daraus schließen, daß das Kalium nicht zu einer speciellen einzelnen Stoffbildung bestimmt ist, sondern daß es in einer gewissen geringen Menge zur Bildung einer jeden Pflanzenzelle, in ähnlicher wenn auch noch nicht näher erklärter Weise nötig ist wie Stickstoff, Schwefel und Phosphor, womit auch zusammenhängen dürfte, daß das Kali die jungen wachsenden Teile bevorzugt und nach ihnen hinwandert. Das Kalium ist für höhere Pflanzen durch kein anderes Element, insbesondere nicht durch das chemisch nahe verwandte Natrium ersetzbar. Wohl aber ist bei Pilzen festgestellt, daß es durch Rubidium und Cäsium, nicht aber durch Natrium oder Lithium vertretbar ist.

### 6. Das Calcium.

Kalksalze kommen in allen Pflanzen und in allen Pflanzenteilen, in manchen in sehr großer Menge vor. Sie sind ja auch allgemeine, wenn auch in der Menge sehr wechselnde Bestandteile aller Böden und aller irdischen Gewässer, wo sie meist in Form kohlensauren Kalkes, zum Teil auch als salpetersaurer Kalk oder in den phosphorhaltigen Düngemitteln als phosphorsaurer, bei Gypsdüngung als schwefelsaurer Kalk den Pflanzen dargeboten sind. Es ist ganz unmöglich, in künstlichen Kulturen bei Ausschluß von Calcium die Pflanzen auch nur einigermaßen zur Entwicklung zu bringen. So kann denn auch auf dem Ackerboden bei geringem Kalkgehalt leicht Kalkmangel eintreten und das Gedeihen der Pflanzen hindern. Daher erweist sich auf derartigen Böden eine Düngung mit Kalk oder ein Aufbringen von Mergel als eine vorzügliche Melioration, die, namentlich wenn zugleich für Kali und Phosphorsäure gesorgt wird, sehr günstig auf alle Kulturpflanzen wirkt. Über die Rolle, welche dieses Metall in der Pflanze spielt, herrscht noch ziemliches Dunkel. Daß dieselbe eine ganz andere als die des Kaliums sein muß, geht aus der eigentümlichen Verteilung des Kalkes in der Pflanze hervor. Dieser wird vorwiegend in den oberirdischen vegetativen Organen fixiert und angesammelt und bleibt hier unbeweglich liegen bis zum Absterben derselben, während seine Menge in den unterirdischen Teilen und in den Samen zurücktritt. So enthalten z. B. an Kalk in Procent der Trockensubstanz Kartoffelblätter 2,80, Kartoffelknollen nur 0,09; ferner Roggenstroh 0,41 gegen Roggenkörner 0,05, Erbsenstroh 1,88 gegen Erbsensamen 0,13. Tabakblätter enthalten 7,65, Hopfenblätter 7,67 Kalk. Im Holz der Baumstämme findet sich nur 0,02 bis 0,1 davon. In den kalkreichen grünen Pflanzenteilen finden wir den Kalk sehr allgemein in Form von Krystallen von oxalsaurem Kalk, welche im Innern besonderer meist isoliert zwischen den übrigen Zellen der parenchymatischen Gewebe gelegenen Zellen zu sehen sind, nämlich sowohl in der Rinde, wie im Mark der

Stengel, als auch im Mesophyll der Blätter. Diese Krystalle verbleiben in der Regel unangefasst bis zum Tode der betreffenden Organe. Auch in den Samen findet sich der Kalk häufig in Form kleiner Kalkoxalatkrystalle neben den stickstoffhaltigen Inhaltsbestandteilen der die Reservestoffe enthaltenden Zellen des Endosperms oder der Cotyledonen. Man hat daher die Bedeutung des Kalles darin gesucht, daß er nur zur Überführung der unentbehrlichen Säuren, wie Salpetersäure, Phosphorsäure und Schwefelsäure, in der Form des Kalksalzes in die Pflanze diene, um dann in den Geweben, wo die Verarbeitung jener Säuren zur Bildung der Eiweißstoffe stattfindet, durch eine organische Säure neutralisiert und niedergeschlagen zu werden. Allein der Kalk muß noch eine andere Bedeutung haben. Denn wenn die genannten Säuren in Form anderer aufnehmbarer Salze gegeben werden, so geht die Pflanze doch auch ohne Kalk sehr rasch zu Grunde. Es tritt nämlich in solchen kalkfreien Nährstofflösungen schon an den Keimpflanzen, z. B. von Bohnen und Mais, ein Schlasswerden und Absterben der Wurzeln ein, welches schnell den Tod des ganzen Pflänzchens herbeiführt. Nun ist es auch gewiß, daß der Kalk noch in anderer Weise als im Zellinhalte in Form von Kalkoxalatkrystallen auftritt, nämlich daß er in den Zellmembranen eingelagert wird, wo er namentlich als kohlensaurer Kalk, bisweilen auch in Form kleiner Kryställchen von oxalsaurem Kalk sich findet. Er könnte daher vielleicht auch ein notwendiges Baumaterial für die pflanzliche Zellhaut sein. Für die höhere Pflanze ist das Calcium auch durch kein anderes Element ersetzbar, während von Pilzen konstatiert ist, daß sich hier Calcium, Magnesium, Baryum und Strontium gegenseitig vertreten können.

### 7. Das Magnesium.

Auch dieses Element ist ein allgemeiner Bestandteil der Pflanzen und zur Ernährung unentbehrlich. Aber die Rolle, die es in der Pflanze spielt, ist noch sehr wenig aufgeklärt. Nur das Eine steht fest, daß es in Form von Magnesiumsalzen vorkommt und keinem Pflanzenorgane fehlt, daß es aber umgekehrt wie das Calcium die Samen bevorzugt, so daß im allgemeinen die Samen reicher an Magnesium als an Calcium sind, während dem hohen Gehalt der vegetativen Teile an Calcium kein annähernder Gehalt an Magnesium entspricht. So finden wir z. B. in Procenten der Trockensubstanz in Roggenkörnern 0,24, im Roggenstroh 0,13, in Erbsensamen 0,21, im Erbsenstroh 0,41, in Leinsamen 0,52, in Leinstengeln 0,23 Magnesia. In den sehr calciumreichen Labaktsblättern und Hopfenblättern steigt allerdings auch der Magnesiumgehalt auf 2,51 beziehentlich 1,16. Man glaubt daher die Bedeutung dieses Elementes in einer allerdings nicht näher aufgeklärten Beziehung desselben zu den Eiweißstoffen suchen zu müssen. Mikroskopisch sind Magnesiumsalze in der Pflanze nur nachweisbar in gewissen Einschlüssen der Aleuronkörner der Samen, den sogenannten Globoiden, welche aus einer Verbindung von Phosphorsäure mit Kalk und Magnesia bestehen; doch dürften diese Gebilde nur die Form

sein, in welcher Magnesia und Phosphorsäure als Reservestoff in den Samen aufgespeichert werden. Bemerkenswert bleibt es, daß bei den Pilzen das Magnesium auch durch Calcium, Baryum und Strontium vertretbar ist.

### 8. Das Eisen.

Unter den schweren Metallen ist es allein das Eisen, welches für die Ernährung aller Chlorophyllhaltigen Pflanzen notwendig ist, während es für die Pilze entbehrlich zu sein scheint. Wir finden dieses Metall allerdings nur in auffallend geringen Mengen in der Pflanze, und zwar in Form von Eisensalzen. Es enthalten z. B. an Eisenoxyd in Procenten der Trockensubstanz Roggenstroh 0,05, Roggenkörner 0,03, Maisstroh 0,07, Maiskörner 0,019, Kartoffelblätter 0,24, Kartoffelknollen 0,04, Tabaksblätter 0,56, Fichtennadeln 0,04, Fichtenholz 0,003. Bei Ausschluß von Eisen lassen sich die Pflanzen nicht zu normaler Entwicklung bringen, und aus den dabei auftretenden Erscheinungen geht deutlich hervor, daß das Eisen eine notwendige Beziehung zur Chlorophyllbildung hat, denn die Pflanzen bringen dann nur die ersten Blätter grün zur Entwicklung, soweit das im Samen enthaltene Eisen ausreicht; darauf bilden sich alle folgenden Blätter in gelber oder bleicher Farbe, die Pflanze bekommt die als Bleichsucht oder Gelbsucht bezeichnete Krankheit. Setzt man der Nährstofflösung eine Spur Eisensalz zu, so wandelt sich schon nach wenigen Tagen das Gelb der Pflanze in Grün um; die anfangs farblosen oder bläsgelben Chlorophyllkörner erscheinen dann normal grün gefärbt. Läßt man aber die Nährlösung eisenfrei, so werden oft die ersten mittels des im Samen vorhandenen Eisens ergrünten Blätter preisgegeben, sie sterben unter Verlust der grünen Farbe ab, und dafür werden plötzlich eins oder einige der jüngsten Blätter grün, augenscheinlich weil durch die Entleerung der ersten Blätter wieder etwas Eisen disponibel geworden. Es erweist sich also dieses Element im Hungerzustande der Pflanze in ähnlicher Weise beweglich, wie das Kalium. Bleibt das Eisen der jungen Pflanze vorenthalten, so geht dieselbe nach kurzer Zeit ein, wie das bei dem Mangel des Chlorophylls und bei der dadurch bedingten Verhinderung der Kohlensäureassimilation nicht anders zu erwarten ist. Die wichtige Bedeutung des Eisens für die Pflanzenernährung tritt dadurch klar hervor. Die nähere Beziehung dieses Metalls zum Chlorophyll ist unbekannt; die Vermutung, daß es zur chemischen Constitution dieses Farbstoffes gehört, hat an Wahrscheinlichkeit verloren. Das Eisen kann in seiner ernährenden Rolle durch kein verwandtes Metall, wie Mangan, Kobalt oder Nickel, vertreten werden.

### 9. Verschiedene andere Elemente.

Bezüglich der noch anderweit in Pflanzen gefundenen Elemente kann nur von denjenigen, welche entweder allgemein verbreitet sind oder in gewissen Pflanzen constant auftreten, die Frage aufgeworfen werden, ob sie eine not-



wendige Beziehung zur Ernährung haben. Ganz allgemein findet sich in den Pflanzen das Natrium. Nun kann aber bei der allgemeinen Verbreitung desselben in der Natur und bei der leichten Löslichkeit seiner Salze seine Anwesenheit in der Pflanze noch kein Beweis für seine Notwendigkeit sein. Auch tritt es bei den allermeisten Pflanzen nur in sehr geringen, Bruchteile von Procenten nicht überschreitenden Mengen auf. Eine Ausnahme davon machen nur etwa die salireichsten Pflanzenteile, wo z. B. in den Futterrüben der Gehalt an Natron bis auf 3,08 Procent gefunden wurde; und namentlich die Salzpflanzen, in denen Chlornatrium in ungewöhnlich großer Menge enthalten ist. Allein die Vegetationsversuche mit Nährstofflösungen haben bei allen geprüften Gewächsen, selbst bei den Salzpflanzen ergeben, daß durch den Ausschluß der Natronsalze die Pflanzenentwicklung in keiner Weise gestört wird. Das Mangan ist zwar in vielen Pflanzen in sehr geringer Menge vorhanden, da wir aber bei vollständigem Ausschluß desselben in Nährstofflösungen die Pflanzen zu normaler Entwicklung kommen sehen, so ist auch diesem Element keinerlei Bedeutung beizumessen. Die Spuren von Aluminium, die wir in vielen Pflanzenaschen finden, können auf äußere Verunreinigung zurückgeführt werden; jedenfalls ist dieses Element für die Ernährung völlig entbehrlich, da in Nährstofflösungen ohne dasselbe die Pflanzen sich vollständig entwickeln. Die Frage, ob es für die Ernährung der Lycopodium-Arten, in denen es sicher in größerer Menge enthalten ist, eine Bedeutung hat, ist noch unbeantwortet. Ein constantes Vorkommen gewisser Elemente, auf bestimmte Gewächse beschränkt, tritt namentlich bezüglich des Jod und Brom in den Meer- und Meerstrandpflanzen auf; es ist aber unbekannt, ob diese Elemente für die betreffenden Pflanzen eine wirkliche Bedeutung haben. Fluor, welches in Landpflanzen namentlich in den Samenschalen des Getreides in kleinen Mengen vorkommt, muß nach Maßgabe der Vegetationsversuche in künstlichen Nährstofflösungen als bedeutungslos für die Ernährung angesehen werden.

### 3. Abschnitt.

#### **Die Pflanzenstoffe, ihre Entstehungsweise und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben.**

Aus den wenigen Rohstoffen, mit denen die Pflanze bei ihrer Ernährung sich begnügt, schafft sie eine Menge eigentümlicher vegetabilischer Stoffe; in der lebenden Pflanze vollzieht sich daher eine chemische Bildungsthätigkeit ohne Gleichen. Die Assimilation der rohen Nährstoffe, die wir schon bei der Ernährung kennen gelernt haben, ist nur ein geringer Teil der vielen chemischen Leistungen, deren die Pflanze fähig ist. Denn wir haben gesehen, daß die ersten Assimilationsproducte ziemlich gleichförmig bei den verschiedensten Pflanzen ausfallen: Kohlensäure und Wasser werden zu einem Kohlehydrat, die stickstoffhaltigen Nährstoffe zu einem Amid oder Proteinkörper assimiliert. Diese ersten Assimilationspro-

ducte sind aber erst das Material, aus welchem die Pflanze alle die zahlreichen vegetabilischen Stoffe darstellt, welche wir in ihr finden. Unter diesen Stoffen handelt es sich teils um solche, welche in jeder Pflanze gebildet werden, teils um solche, welche nur einer Anzahl, oft nur einigen wenigen Gewächsen eigentümlich sind. So mangelhaft aber unser Einblick in diese Seite des Pflanzenlebens auch noch ist, so können wir uns doch dem Gedanken nicht verschließen, daß hier kein blindes Schaffen bedeutungsloser Stoffe vorliegt, sondern daß jede dieser zahlreichen Verbindungen da, wo sie gebildet wird, einem ganz bestimmten Zwecke des pflanzlichen Lebens dient. Die Benutzung, die wir von diesen uns oft so wertvollen Stoffen zu machen gelernt haben und die uns zum Anbau der verschiedensten Kulturpflanzen veranlaßt, ist den Plänen der Pflanze natürlicher Weise fremd.

### 1. Kapitel.

#### Bedeutung der Stoffe im Pflanzenleben.

Betrachtet man die verschiedenen vegetabilischen Stoffe zunächst nach dem Gesichtspunkte des Bedürfnisses für das Pflanzenleben, so kann man dieselben in folgende Kategorien einteilen. Wir werden dabei finden, daß ein und derselbe Stoff in mehreren Kategorien auftreten, also verschiedene Functionen in der Pflanze haben kann.

#### I. Die Baustoffe.

Darunter verstehen wir diejenigen Verbindungen, welche zur Herstellung einer jeden Zelle, zum Aufbau der Gewebe, also des eigentlichen festen Pflanzkörpers notwendig gebraucht werden. Es handelt sich hier also um die Zellmembranen und um das Protoplasma (S. 1). Als Baustoffe der ersteren benutzt die Pflanze in erster Linie Cellulose (S. 171), außerdem auch noch Lignin für die verholzten Membranen des Holzes (S. 174) und Korkstoff und Cuticularsubstanz für die korkten und cuticularisierten Membranen (S. 174). In einzelnen Fällen werden auch anorganische Stoffe, wie Kieselsäure (S. 144) oder Kalksalze (S. 148) als Beihülfe zum Bau der Zellmembranen verwendet. Das Protoplasma und der Zellkern werden hauptsächlich aus verschiedenen Eiweißstoffen aufgebaut. Man könnte zu den Baustoffen auch solche Verbindungen rechnen, welche in den saftreicheren Zellen durch ihr Auftreten den Turgor (S. 18) dieser Zellen bedingen, wozu hauptsächlich gewisse lösliche Kohlehydrate namentlich Zuckerarten, ferner Pflanzenensäuren, sowie salpetersaure und andere anorganische Salze gehören.

#### II. Stoffe zur Assimilation und Verdauung.

Wir haben oben gesehen, daß die Pflanze zur Assimilation der Kohlensäure ganz notwendig des Chlorophylls bedarf, welches zu diesem Zwecke in den Assimilationsorganen gebildet wird, obgleich die Rolle, welche dieser Farbstoff

bei diesem wichtigen Vorgange spielt, noch keineswegs klar erkannt ist. Ferner erzielt die Pflanzenwurzel die ausschließende Wirkung, welche sie ungelösten Bodenbestandteilen gegenüber ausübt, um dieselben für sich aufnehmbar zu machen, durch eine eigentümliche Wurzelabscheidung (S. 86); und es sind gewisse Pflanzensäuren, welche in dieser besonderen Rolle auftreten. Bei den insectenfangenden Pflanzen (S. 141) bedingt das eigens gebildete Pepsin und eine gleichzeitig abgeschiedene freie Säure die wirkliche Verdauung der Eiweißstoffe der gefangenen Insecten zum Zwecke der Pflanzenernährung.

### III. Wanderungs- und Umsetzungsstoffe.

Es ist eine wichtige Erscheinung bei allen vollkommeneren Pflanzen, deren Körper in verschiedenartige Organe gegliedert ist, daß manche Stoffe von einem Organe nach dem anderen innerhalb der Pflanze transportiert werden. Diese Stoffwanderung ist eben deshalb notwendig, weil die Aufnahme und Assimilation der Nahrung in ganz bestimmten Organen stattfindet; und weil auch zeitweilig in gewissen Organen sogenannte Reservestoffe aufgespeichert werden, welche ebenfalls später wieder nach anderen Pflanzenteilen geleitet werden müssen.

Transport der Assimilationsproducte. Bei allen höheren grünen Pflanzen wandert von den Blättern aus die in den chlorophyllhaltigen Zellen derselben durch Assimilation aus Kohlensäure und Wasser gebildete stickstofffreie organische Substanz nach den Verbrauchsorten hin, nämlich nach den reisenden Früchten, nach den wachsenden Stengelspitzen oder den sich bildenden Knospen, nach der Cambiumschicht des in die Dike wachsenden Baumstammes, nach den wachsenden Wurzelspitzen, sowie nach den verschiedenen Aufspeicherungsarten der Reservestoffe, also in die unterirdischen Knollen, Wurzelstöcke, Rüben, Zwiebeln zc. und in den Holzkörper der Holzgewächse. Wir haben oben bei der Assimilation gesehen, daß diese Substanz in den Chlorophyllkörnern in Form eines Kohlehydrates, nämlich von Stärkekörnchen auftritt. Von dort aus wandert sie nun in den Blattrippen, Blattstielen und Stengelorganen nach den eben genannten Orten hin und zwar ebenfalls als ein Kohlehydrat, aber als ein lösliches, weil es osmotisch von Zelle zu Zelle übergehen muß. Dasselbe wird in den parenchymatischen Zellen, welche in den Rippen die Gefäßbündel umgeben und im Stengel das Mark und die Rinde darstellen, geleitet, und zwar in Form von Zucker, hauptsächlich von Traubenzucker. Für diese Ansicht spricht der Umstand, daß thatsächlich bei den verschiedensten Pflanzen regelmäßig in dem Saft der genannten Zellen Zucker nachweisbar ist und daß man nach Verdunkeln des Blattes den Zucker allmählich von den Rippen aus und dann im Blattstiele von oben nach unten verschwinden sieht. Die bisherige Meinung, daß in der sogenannten Stärkescheide der Gefäßbündel (Fig. 11 S. 29) die Wanderung der stickstofffreien Stoffe stattfindet, ist widerlegt. Was nun die stickstoffhaltige Substanz anlangt, so glaubte man bis in die neuere Zeit, daß sie ebenfalls von den grünen Assimilationsorganen aus neben der stickstofffreien

Pflanzensubstanz in gleicher Richtung, aber in einem anderen besonderen Gewebe, nämlich im Phloëm (S. 162) geleitet werde. Man hat dafür eigentlich keinen anderen Grund gehabt als die Thatsache, daß dieses Gewebe, welches sich ebenfalls in ununterbrochenen Bahnen durch den Pflanzenkörper, eben mit den Fibrovaskulsträngen, von denen es ein Teil ist, hinzieht, immer mit stickstoffhaltigen Stoffen, besonders mit Eiweißstoffen reich versehen ist. Allein stickstoffhaltige Substanz findet sich auch in anderen zusammenhängenden Zellenzügen und zwar in den nämlich den Parenchymzellen, welche die stickstofffreie Substanz leiten, nämlich in Form von Nitraten, oder von Amiden, also von Verbindungen, welche wegen ihrer leichten Löslichkeit und Diosmirbarkeit gerade am meisten und jedenfalls viel besser zur Wanderung geeignet sind als Eiweißstoffe. Wir haben oben bei der Ernährung mit Stickstoff gesehen, daß in dieser Beziehung die Pflanzen sich in zwei Kategorien unterscheiden. Bei den einen und jedenfalls bei sehr vielen wird das Rohmaterial dieser Nahrung, die Nitrate, unverändert in alle oder die meisten Teile des Pflanzenkörpers und zwar in die parenchymatischen Gewebesysteme, aufgenommen. Hier wird dasselbe also in jedem Organe direct assimiliert, so daß eine Wanderung der assimilierten stickstoffhaltigen Nahrung nicht nötig ist. Bei der anderen Kategorie von Pflanzen trifft man nur in den Wurzeln Nitrate; bei denjenigen, welche symbiotisch durch Pilze mit Humusstickstoff ernährt werden, fehlt Nitrat in der Pflanze überhaupt. Hier ist zweierlei denkbar, keines jedoch erwiesen: entweder wird das Nitrat in der Wurzel in Amide umgesetzt, und in dieser Form wandert die stickstoffhaltige assimilierte Substanz in den parenchymatischen Systemen durch den Körper, oder die Pflanze ernährt sich durch elementaren Stickstoff der Luft, der in gewissen, vielleicht namentlich in den oberirdischen Organen, besonders in den Blättern, zu organischer Stickstoffsubstanz assimiliert und von dort aus in Form von Amiden oder andern leicht diosmirbaren Verbindungen im Parenchym transportiert wird. Die früheren Physiologen glaubten auf die Existenz eines sogenannten „absteigenden Saftstromes“, den man in eine getrennte Abwärtswanderung stickstofffreier Substanz im Parenchym und stickstoffhaltiger Substanz im Phloëm zerlegte, schließen zu müssen aus den Erfolgen der deshalb in dieser Frage für wichtig gehaltenen Ringelungsversuche. Die letzteren bestehen darin, daß an Stämmchen oder Zweigen von Holzpflanzen durch einen ringförmigen Schnitt die Rinde bis zum Holzkörper entfernt wird; über der Ringelwunde bleibt dann die Pflanze samt ihren Blättern frisch, weil die Wasserzufuhr im Holzkörper erfolgt, also nicht unterbrochen ist. An dem oberen Wundrande bildet aber der Stamm durch erhöhte Cambialthätigkeit (S. 65) eine ungewöhnlich starke wulstförmige Verdickung, während der untere Wundrand diese Erscheinung nicht zeigt. Man deutete dies als die Folge der Aufstauung der im Phloëm abwärts wandernden plastischen Stoffe an der Unterbrechungsstelle. Allein dafür ist diese Erscheinung kein Beweis, sie ist vielmehr nichts als ein zweckmäßiger Heilungsprozeß und der gewöhnliche Erfolg, welcher auch an jedem ganz abgeschnittenen! und weiterlebenden Zweige einer Holzpflanze am

unteren Ende eintritt, nämlich eine Bildung von Wundkallus, aus welchem unter geeigneten Bedingungen auch neue Adventivwurzeln hervorgetrieben werden. Wäre die Erscheinung die Folge einer Abwärtswanderung assimilerter stickstoffhaltiger Stoffe in Phloëm, so müßte sie auch an geringsten Stengeln der Krautpflanzen eintreten, denn diese haben denselben anatomischen Bau. Hier aber ist sie in der Regel nicht zu beobachten, gleichgültig, ob diese Stengel auch noch markständige Phloëmstränge, die also bei der Ringelung nicht unterbrochen werden, besitzen oder nicht. Der Grund davon ist eben der, daß isolierte Krautstengel in der Regel nicht die Fähigkeit der Holzweige besitzen, unter Kallusbildung und Wurzelregeneration als selbständige Individuen weiterzuleben.

**Auswanderung der Reservestoffe.** Die im ruhenden Samen sowie die zur Winterszeit in den Wurzeln, Knollen, Rhizomen und Zwiebeln der perennierenden Pflanzen und in der Rinde und im Holzkörper der Bäume aufgespeicherten Reservestoffe (S. 166) liefern das Material für die erste Ernährung der beim Keimen und beim Wiedererwachen der Vegetation entstehenden neuen Organe; sie wandern also in diese ein. Auch hier handelt es sich um stickstofffreies und stickstoffhaltiges Material. Das erstere, gleichgültig, in welcher chemischen Form es je nach Pflanzen aufgespeichert ist, wie Stärkemehl, Cellulose, Inulin, Rohrzucker, fettes Öl geht, um seine Wanderung zu vollziehen, in Traubenzucker über; diesen können wir in den sich bildenden neuen Organen und zwar wiederum in den Parenchymzellen derselben wirklich nachweisen. Das stickstoffhaltige Material, welches größtenteils in Form von Eiweißkörpern reserviert ist, geht behufs der Auswanderung in Amide über, die wir in dieser Periode in besonders reicher Menge wiederum in den Parenchymzellen der jungen Organe, zusammen mit Zucker vorfinden. Daher der bekannte reiche Gehalt an Asparagin in den jungen Trieben des Spargels, der Kartoffel, der Lupine, des Klees etc. Da gerade in diesen jungen Trieben das Phloëm noch kaum entwickelt ist, so kann daselbe für die Wanderung der stickstoffhaltigen Stoffe keine wesentliche Bedeutung haben. Bei den Bäumen sind die Reservestoffe, welche zum Aufbau der im Frühlinge erscheinenden neuen Laubtriebe gebraucht werden, in Form von Stärkemehl oder fettem Öl, sowie von Protoplasma in den ruhenden Winterknospen sowie im Parenchym der einjährigen Zweige, an denen jene Knospen sitzen, enthalten; von da aus wandern sie in die neuen Laubtriebe in gleicher Weise ein, wie dies bei den Trieben der Krautpflanzen geschieht. Dasjenige Stärkemehl dagegen, welches in den parenchymatischen Zellen des Holzkörpers des Baumstammes und seiner älteren Äste und Zweige, sowie der Wurzeln im Winter reserviert liegt, wird an Ort und Stelle für den ersten Aufbau des neuen Holzzahresringes gebraucht und wandert auf dem kürzesten Wege durch die nächstgelegenen Markstrahlen nach dem Cambium (Fig. 7 S. 20), wohin andererseits auch die im Phloëm deponierten Eiweißstoffe das erforderliche stickstoffhaltige Material liefern. Ein Teil der gelösten Winterstärke des

Holzkörpers wird allerdings in dem Blutungsfaß im Frühlinge mit emporgeführt, wie der Zuckergehalt desselben beweist (§

Bei diesen Stoffwanderungen treten also regelmäßig bestimmte Verbindungen als Umkehrungstoffe auf. Für die Ueberführung der Eiweißstoffe spielen die Amide, besonders Asparagin, diese Rolle. Für das stickstofffreie Material ist wahrscheinlich ebenso allgemein Traubenzucker dieser Umkehrungstoff; indeß kommt hierbei sehr häufig auch die Erscheinung der transitorischen Stärkebildung zustande. Man versteht darunter ein Auftreten vereinzelter kleiner Stärkekörnchen, die nach kurzer Zeit wieder verschwinden; es nimmt also ein Teil des als Umkehrungstoff fungierenden Zuckers vorübergehend die Form von Stärkemehl an. So sehen wir namentlich in den wachsenden Teilen der Stengel, Blätter und Wurzeln in den noch in Streckung begriffenen Zellen viele kleine Stärkekörnchen erscheinen, die im erwachsenen Zustande der Zellen wieder verschwunden sind, weil sie das Material für die Bildung der Zellhäute geliefert haben (Fig. 14 S. 84). Auch in den Reservestoffbehältern kommt es gewöhnlich zu einer transitorischen Stärkebildung, sowohl bevor das dorthin strömende Material sich in den betreffenden Zellen in Form von Öl, Cellulose, Rohrzucker, Inulin und dergl. abgelagert hat, als auch wenn diese Stoffe wieder aufgelöst werden und ihre Auswanderung antreten. Auch die Entstehung der Assimilationsstärke in den Chlorophyllkörnern (S. 119) ist nichts anderes als eine transitorische Stärkebildung.

#### IV. Die Reservestoffe.

Die Pflanze sorgt für diejenigen Lebensperioden, wo sie nicht im Besitze von functionsfähigen Ernährungs- und Assimilationsorganen ist, vorher durch Auffpeicherung eines genügenden Quantum affilierter Nahrungsmaterialies. Wir finden in den in Vegetationsruhe befindlichen Pflanzenteilen gewisse parenchymatische Gewebesysteme mit solchen Reservestoffen vollgepfropft; beim Wiedererwachen der Vegetation werden dieselben den neu sich bildenden Teilen als Baumaterial zugeführt, indem sie aus jenen Magazinierungsorten wieder verschwinden. Das Bedürfnis nach solchen Reservestoffen tritt in verschiedenen Fällen ein, die wir nachstehend näher betrachten.

##### 1. Reservestoffe der Samen.

Das Baumaterial, welches der Keimling bedarf, um aus dem Samen hervorzuwachsen und soweit zu erstarken, daß er sich selbständig ernähren kann, ist dem Samen von der Mutterpflanze aus schon mit auf den Weg gegeben. Wir finden es bei den meisten Samen in dem sogenannten Endosperm enthalten (Fig. 34). Dieses ist ein gleichförmiges Gewebe parenchymatischer Zellen, welches nicht zum Embryo gehört, sondern von der Samenschale eingeschlossen neben demselben oder rings um ihn herum liegt. So finden wir es bei den Cerealien und den anderen Gramineen, bei den Polygonaceen, Chenopodiaceen, Caryophyllaceen,

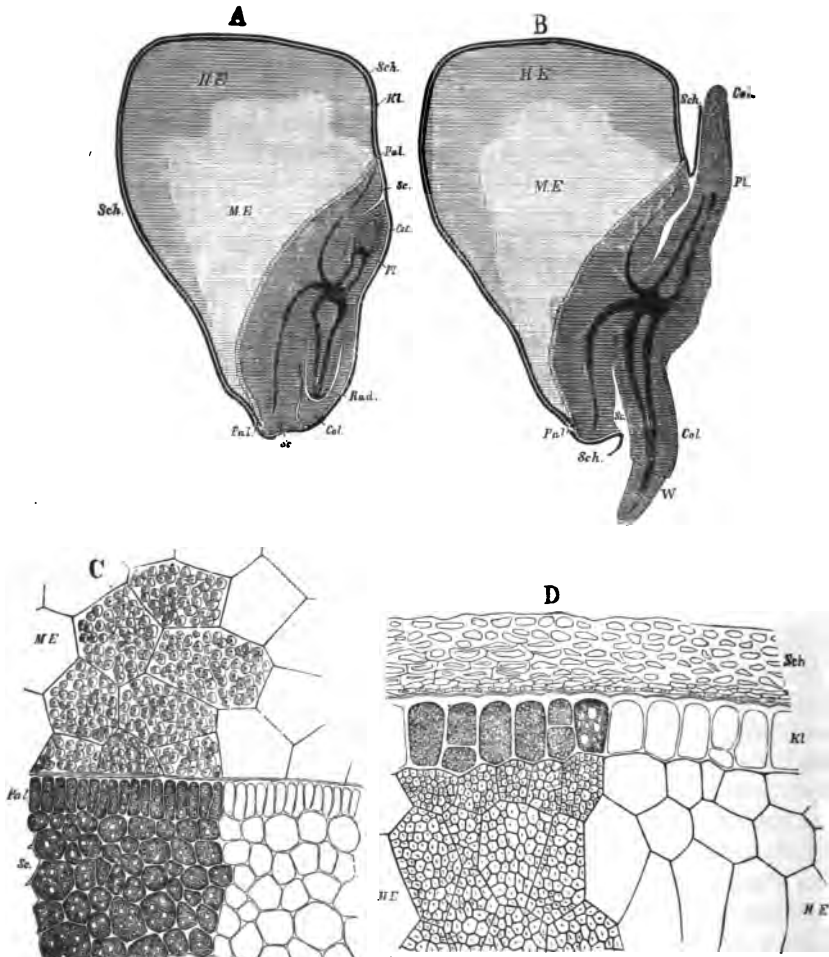


Fig. 34. Das Maiskorn mit den Reservestoffen.

A im ungekeimten, B im keimenden Zustande, der Länge nach durchschnitten. sch die Schale, M.E. (mehliges) und H.E. (horniges oder glasiges) Endosperm; an der rechten Seite der Keimling, bestehend aus dem Saugorgan oder Schilbchen sc, der von dem scheidenförmigen Cotyledon cot umhüllten Plumula Pl und dem von der Coleorhiza Col umgebenen Wurzelschen Rad, welches bei der Keimung aus der Coleorhiza hervorstößt (w). 8mal vergrößert.

C eine Stelle, wo das Schilbchen sc an das Endosperm M.E. angrenzt. Die Zellen des letzteren sind ganz mit Stärkekörnern erfüllt, die hier locker angehäuft liegen, daher eine mehlige Beschaffenheit hervorbringen. Das Schilbchen besteht aus kleineren,

reich mit Protoplasma und Öltröpfchen erfüllten Zellen. Seine Function, die Stoffe aus dem Endosperm aufzusaugen, zeigt sich auch in der eigenthümlichen palissadenförmigen Gestalt derjenigen Zellen, mit denen es an das Endosperm angrenzt (Pal). Stärker vergrößert.

D äußere Partie des Endosperms. Die an die Schale sch angrenzende äußere Zellschicht des Endosperms, die sogenannte Kleberschicht (Kl) enthält keine Stärkekörner, sondern nur mit Ei gemengte Eiweißmassen. Darunter beginnt erst das mit Stärkemehl erfüllte Gewebe, welches an dieser Stelle die Stärkekörnchen innerhalb der Zellen an einander gepreßt und verklebt zeigt, wodurch die glasige Beschaffenheit des Endosperms bedingt wird. Ebenso stark vergrößert.

(Frank u. Eschirch, Wandtafeln IV.

Umbelliferen, Papaveraceen und vielen anderen Familien. Gewissen Samen fehlt das Endosperm; bei diesen stellen die beiden Cotyledonen des Embryo die Reservestoffbehälter dar; diese Organe sind dann voluminös durch starke Ent-wicklung ihres parenchymatischen Gewebes. So ist es z. B. bei den Legumi-nosen, bei den Cruciferen zc. Die Reservestoffe aller Samen lassen sich in stickstoffhaltiges und stickstoffreies Material unterscheiden, beides pflegt aber in jeder Zelle der Reservestoffbehälter zusammen aufzutreten. Das stickstoff-haltige Material ist überall in der Form von Eiweißstoffen vorhanden, Amide fehlen oder finden sich nur in sehr geringen Mengen in ruhenden Samen. Die Eiweißstoffe sind nicht bloß als ein gewöhnliches Protoplasma in den betreffenden Zellen zu finden, sondern fast ausnahmslos auch noch in Form massenreicher Körner aufgespeichert, der sogenannten Neuronkörner (Fig. 35), von denen in jeder Zelle eins oder mehrere sehr große oder eine größere Anzahl kleiner ent-halten sind; bisweilen haben sie krystallähnliche Form (sogenannte Krystalloide). Diese Körper bestehen hauptsächlich aus Caseinen, bergen aber oft noch gewisse Einschlüsse, die wir ebenfalls als aufgespeichertes Material zu betrachten haben; dies sind theils Krystalle von Kalkoxalat, theils sogenannte Globoide, sphärische Gebilde, die aus einer organischen Substanz und aus Magnesiumphosphat bestehen (Fig. 35). Bei den Cerealien ist die unter der Schale liegende äußerste Schicht des Endosperms von besonderer Beschaffenheit: ihre Zellen enthalten nicht wie das übrige Endosperm Stärkemehl, sondern sind mit einer dichten Masse von Eiweiß-stoffen erfüllt, in welcher sehr kleine Öltröpfchen suspendiert sind (Fig. 34 D Kl); man hat diese Schicht als Kleberschicht bezeichnet, jedoch unzutreffend, denn derjenige Teil der Reserve-Eiweißstoffe, den die Getreidekörner als Kleber enthalten, sitzt nicht in jener Schicht, sondern findet sich zusammen mit Stärkemehl in den übrigen Zellen des Endosperms. Das stickstofffreie Reservematerial der Samen tritt je nach Pflanzenfamilien in folgenden verschiedenen chemischen Verbindungen auf: als Stärkemehl und zwar im Endosperm bei den großen Familien der Gramineen, Cyperaceen, Polygonaceen, Chenopobiaceen, Caryo-phyllaceen, in den Cotyledonen bei den Papilioniaceen (nur die Lupinen und einige andere haben kein Stärkemehl in den Samen); die Zellen der Reserve-



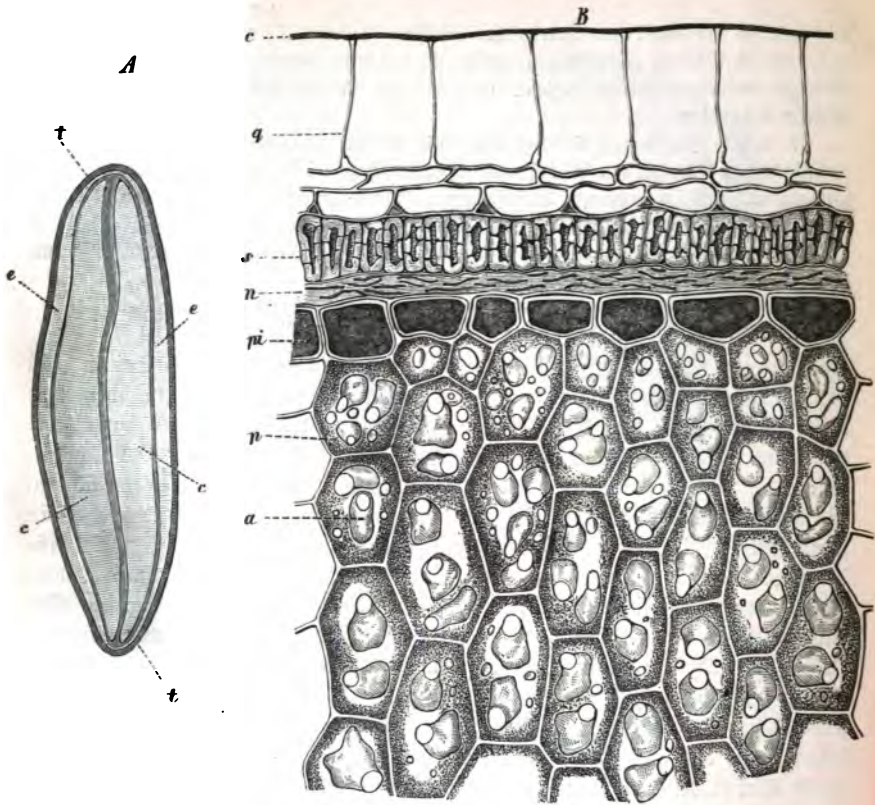


Fig. 35. Der Leinsamen mit den Reservestoffen.

A der ganze Samen im Durchschnitt, zeigt unter der Samenschale *t* zunächst eine dünne Schicht Endosperm *e*, welche den Keimling umgiebt, von welchem hier die beiden großen Cotyledonen *c c* durchschnitten zu sehen sind. Ca. 30fach vergrößert.

B Stüd eines Durchschnittes durch die Samenschale bis ins Endosperm. Erstere reicht von *c* bis *pi* und läßt mehrere Schichten unterscheiden: *pi* die Pigmentschicht, welche einen die Farbe des Samens bedingenden Farbstoff enthält; *n* eine Schicht zusammengefallener Zellen, welche während der Reifung die zur Ausbildung der Schale nötigen Stoffe enthielt; *s* die Hartschicht, aus sehr dickwandigen Zellen zusammengesetzt; *q* die von der Cuticula *c* überzogene großzellige Epidermis, welche den Schleim des Leinsamens enthält, der als Verdickungen der Zellmembran auftritt und hier wegen Quellung nicht mehr sichtbar ist. Das übrige Gewebe ist das Endosperm. In diesem sowie in den aus ganz eben solchen Zellen bestehenden Cotyledonen liegen die Reservestoffe. In jeder Zelle ist zu unterscheiden das Protoplasma *p*, in welchem auch das fette Öl in feiner Verteilung enthalten ist, außerdem die verschieden großen Aleuronkörner *a*, von denen die größten noch einen Einschluss, ein Globoid, zeigen. Stark vergrößert.

stoffbehälter sind hier mit Stärkemehlkörnern reich erfüllt. Als fettes Öl ist es in größeren oder geringeren Mengen fast bei allen stärkemehllosen Samen und jedenfalls bei der größten Mehrzahl der Pflanzen vorhanden; dasselbe ist hier im Protoplasma der betreffenden Zellen fein verteilt; in sehr großer Menge ist es in den Samen der Ölpflanzen, wie Cruciferen, Papaveraceen, Compositen, Lein, Hanf, Ricinus 2c. enthalten. Als Cellulose, beziehentlich Amyloid, abgelagert in Form von oft starken Wandverdickungen der Parenchymzellen findet es sich im Endosperm bei Phoenix und anderen Palmen, bei den Liliaceen, Tribreen, Paeonia, den Primulaceen, in den Cotyledonen bei Tropaeolum und Impatiens; wahrscheinlich findet sich Reservecellulose noch bei vielen anderen Pflanzen, wo zum Teil auch noch fettes Öl im Zellinhalte als Reservestoff auftritt. Alle die genannten Stoffe wandern während der Reifung der Samen nach und nach in dieselben ein und werden hier aufgespeichert; der reife Samen ist davon am reichsten. Ihre Bedeutung als Nahrungsstoffe für die junge Keimpflanze zeigt sich auf das Deutlichste darin, daß sie während der Keimung allmählich wieder aus den Reservestoffbehältern verschwinden in dem Maße, als die junge Keimpflanze sich entwickelt. Diese Behälter sind daher endlich in ihren Zellen so gut wie ausgeleert und schrumpfen deshalb dann ganz ein. Schneidet man einem Samen vor vollendeter Keimung das Endosperm, beziehentlich die Cotyledonen weg, so liefert er bei der Keimung nur kümmerliche, schlecht ernährte Pflänzchen oder schlägt ganz fehl. Bei der Auflösung aller hier genannten Reservestoffe scheinen allgemein gewisse Fermente, welche, nachdem Wasser in die Samen eingetreten ist, sich bilden oder in Wirksamkeit treten, die Überführung in lösliche Verbindungen zu bewirken, worüber näheres unten bei den einzelnen Stoffen gesagt werden wird. Außer den angeführten organischen Verbindungen enthält jeder Samen auch ein gewisses Quantum mineralischer Nährstoffe, wie Kalk, Magnesia, Kali, Eisen, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Chlor; einige derselben erscheinen als geformte Bildungen in den Neuronkörnern, wie eben erwähnt worden. Auch alle diese Stoffe haben als Reservematerial für die erste Ernährung des Keimpflänzchens zu gelten, obgleich sie nur in so geringer Menge im Samen enthalten sind, daß die junge Keimpflanze wenn ihr von außen keine mineralischen Nährstoffe zugeführt werden, bald Mangel daran leidet und in ihrer Entwicklung stockt, noch bevor die organischen Reservestoffe aufgebraucht sind.

## 2. Reservestoffe der überwinternden Organe der perennierenden Pflanzen.

Die in der Winterruhe verharrenden Wurzeln, Rüben, Rhizome, Knollen und Zwiebeln der Stauden, sowie die Knospen und Zweige der Holzpflanzen enthalten einen Vorrat von Nährmaterial, welches dazu bestimmt ist, die im Frühlinge aus diesen Organen hervordachsenden neuen Triebe aufzubauen. Die verhältnismäßig sehr rasch erfolgende Entwicklung der letzteren im Frühlinge erfordert die Bereithaltung dieser Reservestoffe. Die genannten unterirdischen

Organe der Stauden sind voluminöse Teile, in denen das Parenchym reichlich entwickelt ist und seine Zellen mit den betreffenden Reservestoffen angefüllt zeigt. Bei den Holzpflanzen ist das Mark- und Rindparenchym der Knospen und Zweige der Träger der winterlichen Reservestoffe. Das stickstoffhaltige Material tritt nun wiederum als gewöhnliches Protoplasma in allen diesen Zellen auf, in einzelnen Fällen auch in Form von Krystalloiden, wie man sie z. B. bei manchen Kartoffelforten in gewissen Zellen unter der Schale der Knollen findet. Gleichzeitig kommen hier aber auch Amide als stickstoffhaltige Reservestoffe vor, z. B. in Kartoffeln, Rüben, Topinambur *z.* Das stickstofffreie Material ist auch hier je nach Pflanzenarten ungleich. In den meisten Fällen hat es die Form von Stärkemehl; so in den überwinterten Wurzeln des Klee, der Luzerne und anderer Papilionaceen, in Rhizomen vieler Monokotylen, wie *Iris*, *Marantha*, *Arum* *z.*, in den Wurzelknollen der Orchideen *z.*, besonders auch in den Kartoffelknollen (Fig. 36). In allen diesen Fällen erscheinen die

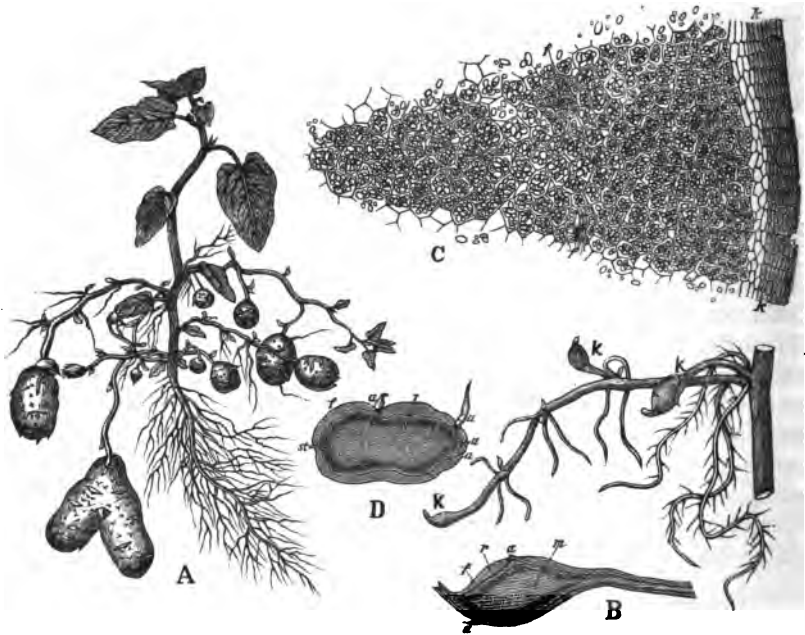


Fig. 36. Der Kartoffelknollen.

A junge aus Samen erwachsene Kartoffelpflanze, welche an den unterirdischen Zweigen des Stengels die Knollen zu bilden beginnt.

B zeigt die Bildung der Knollen als Anschwellung eines Stückes der Zweige des Stengels bei k k k. Diese Zweige treiben außerdem auch Nebenwurzeln. In der

darunter stehenden Figur ist die knollig anschwellende Spitze des Zweiges im Längsschnitt dargestellt, wobei es sich zeigt, daß das Mark m des Stengels durch seine Vergrößerung zur Knollenbildung führt; r Rinde, f Fibrovasalstrang; aa die kleinen schuppenförmigen Blattgebilde des Sprosses, in deren Achseln sich später die Augen, d. h. die Knospen des Knollens entwickeln.

C. Ein Stück Querschnitt des fertigen Knollens, besteht ganz aus Stärkemehlführenden Zellen; k k die aus Kortzellen bestehende Schale des Knollens; ff die kleinen Fibrovasalstränge. Schwach vergrößert.

D. Keimender Knollen im Durchschnitt. ff der Lauf der Gefäßbündel zwischen Mark und Rinde; a a a a die zum Teil im Austreiben begriffenen Augen; st die Ansatzstelle des Stengels des Knollens.

(Frank u. Eschirch, Wandtafeln V.)

Parenchymzellen mit zahlreichen großen Stärkemehlkörnern förmlich vollgepfropft. Auch bei den Holzpflanzen lagert sich im Herbst in den Parenchymzellen der Rinde der Zweige und der Knospen Stärkemehl ab, das sich aber vor Beginn des Winters meist ganz oder teilweise in Fett verwandelt, um erst im Frühling vor dem Knospenaustrieb wieder zu erscheinen. Die Rinde enthält daher im Winter bei manchen Bäumen als stickstoffreiches Reservematerial nur Fett, bei anderen halb Fett, halb Stärke. In der Wurzelrinde der Bäume nimmt die Stärke im Winter in viel geringerem Maße ab. Auch bei einigen Kräutern tritt fettes Öl als Reservestoff auf; so in den Knollen von *Cyperus esculentus* und in einigen Farrenrhizomen. Als Rohrzucker tritt der Reservestoff besonders in den rübenartigen Organen gelöst in dem Saft der Parenchymzellen auf, wie bei den rübenbildenden Varietäten von Beta und Brassica, bei Mohrrüben, bei der Zuckermurzel zc. Glykose vertritt diese Stelle besonders in den Zwiebeln, auch in den Rhizomen mancher Pflanzen. Inulin, ebenfalls im Saft der Parenchymzellen gelöst, ist namentlich in den perennierenden Wurzeln und Wurzelnknollen der Compositen (besonders Georginenknollen), Campanulaceen und verwandten Familien zu finden. Ihren Character als Reservestoffe bekunden alle diese Stoffansammlungen dadurch, daß sie beim Wiederbeginn der Vegetation aus den genannten Organen in dem Maße verschwinden, als die jungen Triebe aus den letzteren hervordachsen. Darum liefern auch die größten, also reservestoffreichsten Kartoffelknollen die kräftigsten Pflanzen, und zerschnittene Knollen um so schwächlichere Stauden, je kleiner das am Auge verbliebene Stück Knolle war.

### 3. Reservestoffe für Bast- und Holzgewebe.

Diejenigen Pflanzenteile, welche auch noch im erwachsenen Zustande in ihrem Innern eine Bildungsthätigkeit entfalten müssen, bei welcher neue Gewebe entstehen, sorgen dafür durch vorherige Aufspeicherung des dazu nötigen Materiales. Es handelt sich hier namentlich um die nachträglich behufs Festigung der Pflanzenteile sich bildenden Gewebe (§. 19), also um die Bastfasern und den Holz-

körper, in beiden Fällen also um Zellen mit sehr dicken Membranen, zu deren Erzeugung es eben besonders viel membranbildender Stoffe bedarf. Das zur Membranbildung der Bastfasern erforderliche Material wird allgemein in Form von Stärkemehl aufgespeichert und zwar in der den Bastfasergruppen außen unmittelbar angrenzenden Schicht von Parenchymzellen, welche man als Stärkescheide oder Stärkering bezeichnet hat und in die man bisher irrtümlich die Wanderung der Kohlenhydrate verlegte. Jener Ausdruck bezieht sich darauf, daß diese Schicht wie eine Scheide jedes Gefäßbündel rings umgiebt, überall da, wo wie bei den meisten Monokotylen das Gefäßbündel in einer Scheide von Bastfasern steckt (Fig. 37), oder daß sie bei vielen Dikotylen auswendig um den Gefäßbündeltring herumläuft, wenn derselbe daselbst einen geschlossenen Ring von Bastfasern zu bilden pflegt (z. B. Fig. 9). Aber da, wo die Bastfasern in isolierten Gruppen vor den einzelnen Gefäßbündeln gebildet werden, ist auch die Stärkescheide nur als ein Gewebestreifen einer jeden Bastfasergruppe außen vorgelagert, wie in vielen anderen dikotylen Stengeln und in den meisten Blattstielen. Schon während des Heranwachsens der Pflanzenteile erfüllen sich die Zellen ihrer Stärkescheiden reichlich mit ziemlich großen Stärkemehlkörnchen. Diesen Vorrat behalten sie längere Zeit, jedenfalls solange, als die Bastfasern noch nicht fertig gebildet, d. h. noch dünnwandig sind. Die vollständige Verdickung ihrer Membranen tritt erst in einem gewissen Alter des Stengels ein; der letztere erlangt dadurch größere Härte und Festigkeit. In demselben Maße aber, als nun die Membranen der Bastfasern sich verdicken, verschwindet das Stärkemehl aus der Stärkescheide, und sobald die Bastfasern vollständig fertig sind, ist auch nichts mehr von Stärkemehl in jenen Zellen enthalten (Fig. 37 B).

Während es bei der Ausbildung der Bastfasern nur um dasjenige Material sich handelt, welches zur Erzeugung der Membransubstanz schon vorhandener Zellen nötig ist, also um ein Kohlenhydrat, kommt es beim Aufbau des Holzkörpers auf ganz neue Zellbildungen an, die, wie wir oben gesehen haben, durch die Cambiumschicht vermittelt werden (S. 36). Es ist selbstverständlich, daß es zur Unterhaltung dieses Zellbildungsprozesses an jedem Punkte des Stengels und namentlich des Holzstammes eines Vorrates nicht bloß von Kohlenhydraten, sondern auch von Eiweißstoffen bedarf. Zur Aufspeicherung dieses Materials ist hier überall ein besonderes Gewebe vorhanden, was die Anatomie mit den Namen Phloëm, Weichbast oder Siebteil bezeichnet. Dieses Gewebe besteht aus nicht verholzten, zartwandigen Elementarorganen mit viel protoplasmatischem, also an Eiweißstoffen reichem Inhalt. Die Lage, welche dieses Gewebe ausnahmslos einnimmt, spricht auf das deutlichste für seine Function als Vorratskammer derjenigen Stoffe, welche die Cambiumschicht zur Bildung des Holzkörpers gebraucht; denn es ist in allen Fibrovasalsträngen ein treuer Begleiter der Holzbündel, in seiner Stärke mit der Mächtigkeit des zu bildenden Holzbündels zu- und abnehmend, und stets ist es der Cambiumschicht außen unmittelbar vorgelagert; es bildet nämlich eine ringförmige Zone um den Cambiumring

wo dieser einen geschlossenen Holzcylinder umgiebt, wie bei den meisten dikotylen Stengeln und Holzstämmen (Fig. 26), es bildet einen isolierten Strang, genau vorgelagert dem Holzbündel mit seinem Cambium, wo es sich um isolierte Fibrovasalstränge, wie namentlich in Blattstielen und Rippen handelt. Vermöge dieser Lage bietet es also der Cambiumschicht die Stoffe dar, die dann als das an deren Innereite entstehende Product, das Holzgewebe, wieder zum Vorschein kommen. Im

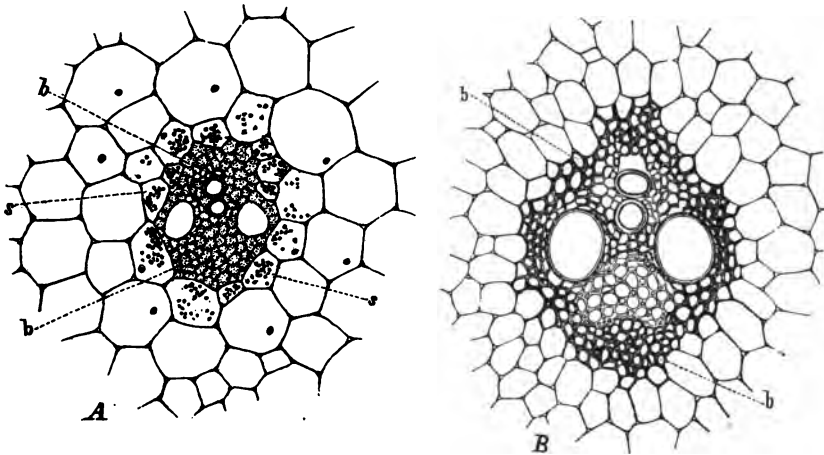


Fig. 37. Die Stärkescheide des Mais-Fibrovasalstranges.

Querschnitt eines Fibrovasalstranges des Maisstengels, A im jugendlichen, B im erwachsenen Zustande, bei gleicher Vergrößerung. Der Fibrovasalstrang ist von großzelligem Markgewebe umgeben.

Im fertigen Zustande B besteht der ganze periphere Teil des Fibrovasalstranges aus Bastfasern b, deren hier dunkel gehaltene Membranen so stark verdicke sind, daß der Innenraum der Zelle sehr verengt ist. Im jugendlichen Zustande A ist diese Bastscheide noch nicht entwickelt, die peripherischen Zellen des Fibrovasalstranges b alle noch sehr dünnwandig. Das Material für das Dickenwachstum der Zellmembranen liegt hier aufgespeichert in Form vieler kleiner Stärkekörnchen, mit welchen die im Kreise um den Fibrovasalstrang liegenden Markzellen s erfüllt sind (Stärkescheide); nach Ausbildung der Bastfasern in B ist dieser Stärkevorrat erschöpft.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln XXIV.)

Näheren unterscheiden wir im Phloem folgende Elementarorgane: 1. Die Siebröhren, d. s. relativ weite, langgestreckte, reihenförmig über einander stehende Zellen, deren Querscheidewände die Form von Siebplatten haben, d. h. ziemlich dick, aber wie ein Sieb durch feine Poren durchlöchert sind (Fig. 38). Doch haben auch die Seitenwände der Siebröhren stellenweise solche Siebporen. Diese Zellen enthalten reichlich einen schleimigen Saft, der

vorwiegend aus Eiweißkörpern besteht, häufig aber auch Stärkekörnchen, wohl auch Öltröpfchen, übrigens auch etwas Glykose enthält. Die Poren der Siebplatten sind wirklich offen, und man kann feine Plasmastränge nachweisen, welche durch dieselben hindurch den Inhalt der beiden Nachbarzellen verbinden, doch wird die Hauptmasse des Inhaltes durch die Siebplatte wie durch ein Filter zurückgehalten und häuft sich oft an derselben an, wenn die Siebröhren durch Abschneiden der Pflanze geöffnet worden sind. Bei den Holzpflanzen werden

im Herbst häufig die Poren durch Wucherungen der Siebplatte verschlossen. Die wahre Bedeutung dieser Einrichtung ist noch nicht aufgeklärt.

2. Die Cambiformzellen, d. s. schmälere, aber ebenfalls langgestreckte Zellen ohne Siebporen, die einen ähnlichen, minder reichlichen Inhalt führen. 3. Bastparenchymzellen, mehr oder minder weite Zellen, die durch zahlreiche Querscheidewände kurz parenchymatische Form haben und meist reihenweis übereinander stehen, keine Siebplatten besitzen, aber mit Protoplasma und oft mit Stärkekörnchen erfüllt sind. So sind also im Phloëm alle die Stoffe vorhanden, welche das Cambium zu seiner zellbildenden Thätigkeit braucht. Bei den Holzpflanzen bedarf es für die hier besonders starke Holzbildung auch besonders reicher Vorratsmittel, namentlich an Kohlenhydraten, und zwar hauptsächlich für den lebhaften Beginn der Bildung des neuen Holzringes im Frühjahr, wo der Baum noch keine assimilierenden Blätter besitzt. Zu dem Zwecke werden hier in allen Zweigen, Ästen, im Stamme und in allen Wurzeln winterliche Reservestoffe abgelagert, die der Baum im Spätsommer zu bilden beginnt und die während des ganzen Winters in ihm aufgespeichert bleiben bis zum Frühjahr, wo sie mit dem

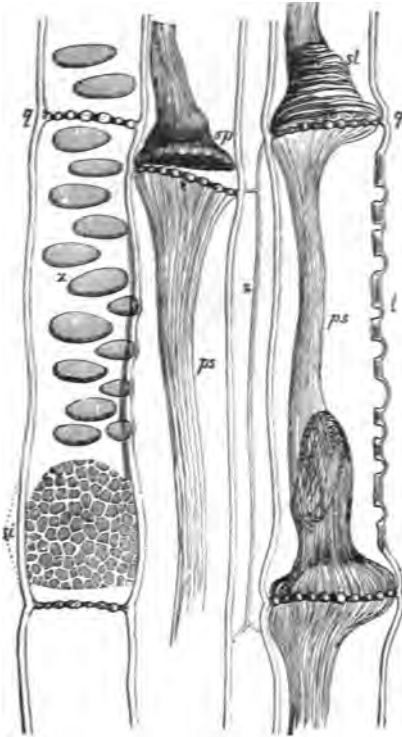


Fig. 38. Die Siebröhren des Kürbis, im Längsschnitt durch das Phloëm gesehen.

Es sind 3 Siebröhren sichtbar, bei q mit den Siebplatten; der in ihnen enthaltene Schleim al und sp ist contractiert. Bei si eine Siebplatte auf der Seitenwand; bei x und l Stellen, die später auch Siebporen bilden. z enge Cambiformzellen.

Nach Sachs.



Beginn der Cambialthätigkeit wieder allmählich verschwinden. Es sind dies einestheils die schon beschriebenen Stoffe, welche wir im Phloëm niedergelegt finden, andernteils sind es reichliche Mengen von Stärkemehl, zu deren Aufspeicherung hier gewisse Gewebeteile des Holzkörpers bestimmt sind. Die Stärke-

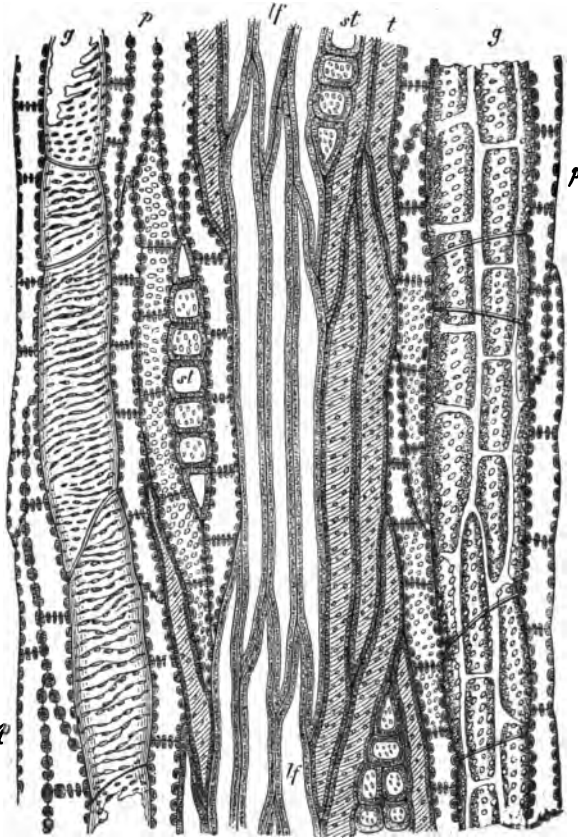


Fig. 39. Tangentialer Längsschnitt durch das Holz von *Ailanthus glandulosa*.

gg Küpfelgefäße; in ihrer Umgebung liegt das Holzparenchym ppp, kurze parenchymatische Zellen mit verdickten, aber stark getüpfelten Membranen. Bei st ein Markstrahl im Längsdurchschnitt, ebenfalls aus getüpfelten Parenchymzellen bestehend, zeigt seinen Anschluß an das Holzparenchym. lf lf die Fibriformzellen, welche als dickwandige, kaum getüpfelte Fasern die Festigung des Holzes bedingen (S. 20); t die Tracheiden, welche wie die Gefäße getüpfelt sind und mit diesen zusammen der Wasserleitung (S. 106) dienen.

Nach Sachs.



mengen, welche das lebende Holz zur Winterszeit enthält, sind so bedeutende, daß man bei Hungersnot aus gemahlenem Holz mit Erfolg Stärkemehl zu gewinnen gewußt hat. Zur Aufspeicherung dieser Stärke dienen zweierlei Gewebe, nämlich das Holzparenchym und die Markstrahlen. Das erstere stellt Gewebecomplexe von größerem oder geringerem Umfange dar, welche in verschiedenartiger Verteilung im Holzkörper auftreten und ganz aus parenchymatischen Zellen mit verholzten, mäßig dicken, getüpfelten Membranen bestehen, die im Winter mit Stärkekörnern erfüllt sind (Fig. 39). Die Markstrahlen sind Gewebelamellen, welche in radialer Richtung den Holzkörper bis zur Cambiumschicht durchsetzen (Fig. 7); wir erkennen sie schon mit unbewaffnetem Auge auf jedem Holzquerschnitte als zahlreiche strahlenförmige Linien. Sie bestehen aus Parenchymzellen, welche in der radialen Richtung des Markstrahles sehr lang gestreckt zu sein pflegen; auch diese Zellen sind während des Winters meist strobend mit Stärkemehl gefüllt. Die Markstrahlen stellen, wie schon oben angedeutet, außerdem die wichtigen Bahnen dar, in denen das zur Verwendung kommende Reservematerial nach der Cambiumschicht geleitet wird. Dieser Aufgabe entspricht auch die Anordnung der Markstrahlen vollkommen: ein jeder wird nämlich beim Dickenwachstum des Holzkörpers durch die Cambiumschicht ununterbrochen fortgebildet, darum reicht jeder bis an die Cambiumschicht. Mit zunehmender Dicke des Holzkörpers treten immer mehr Markstrahlen zwischen den vorhandenen auf, soweit die größer werdende Peripherie es erheißt; darum giebt es Markstrahlen von der verschiedensten Länge, indem in jedem Holzzahrringe neue beginnen, aber alle laufen nach der Cambiumschicht. Dabei ist es deutlich, daß die Holzparenchymgruppen sich immer an Markstrahlen anlehnen (Fig. 39 st) oder solche von sich ausgehen lassen, wodurch ihre Entleerung nach der Cambiumschicht hin ermöglicht wird. In ähnlicher Weise ist bei den Holzpflanzen auch für die Überleitung der im Phloëm deponierten Stoffe nach der Cambiumschicht durch Markstrahlen Sorge getragen. Wir finden nämlich, daß hier die Markstrahlen des Holzkörpers auch in das Phloëm hinein sich fortsetzen; die großen Markstrahlen gehen, indem sie sich keilförmig erweitern, in die primäre Rinde über, die kleineren erstrecken sich in die Phloëmgruppen hinein. Bei denjenigen Holzpflanzen, wo das Phloëm mit tangential gestellten Platten von Bastfasern, die zur Festigung dienen (S. 21), abgewechselt, tritt die Bedeutung dieser Baststrahlen als Leitungswege für Stoffe aus dem Phloëm nach der Cambiumschicht deutlich hervor, denn sie sind eben die Stellen, wo jene an sich undurchlässigen Bastfaserplatten von einem Gewebe durchbrochen sind, welches diosmotischer Stoffleitungen fähig ist. Die eben besprochenen Reservestoffbehälter im Holze und im Phloëm erfüllen sich regelmäßig in jedem Spätsommer von neuem; es geschieht dies von dem nächstbenachbarten zuleitenden Parenchym aus, welches Nitrate, beziehentlich Amide, sowie Zucker transportiert, also von der Rinde und dem Mark aus, oder wo letzteres fehlt, nur von der Rinde aus, wobei wiederum die Markstrahlen die unmittelbaren Einwanderungswege darstellen.

### V. Secretionen und andere Endproducte des Stoffwechsels.

In den Pflanzen entsteht auch eine Menge von Stoffen, welche einmal gebildet, nicht wieder verschwinden, also zu anderen Zwecken nicht verwendbar gemacht werden können. Hierher gehören namentlich diejenigen, welche man als Secrete bezeichnet, weil sie an gewissen Punkten angehäuft, nämlich bald an der freien Oberfläche eines Pflanzenteils von der Epidermis ausgeschwitzt, bald auch im Innern des Körpers und zwar innerhalb von Intercellularkanälen, in den sogenannten Secretbehältern, oder in besonderen Schläuchen abgeschieden werden. Es ist fast in jedem Falle klar erkennbar, daß diese Stoffe als solche irgend einem ganz speciellen Bedürfnis der Pflanze in sehr vorteilhafter Weise dienen.

#### 1. Oberhautsecretionen.

Hierher gehören folgende Erscheinungen: a) die Honigabsonderung in den sogenannten Nectarien, d. s. gewisse Stellen der Blütenteile, deren Epidermiszellen einen zuckerhaltigen süßschmeckenden Saft ausschütten. Wir wissen, daß derselbe als Anlockungsmittel für die Insecten dient, welche eben durch diesen Besuch der Blüten die Übertragung des Blütenstaubes und somit die Wechselbefruchtung der Blüten unfreiwillig besorgen. Dieser Zucker schmilzt als eine sehr concentrirte Lösung aus der Außenmembran der Epidermiszellen heraus, wahrscheinlich zum Teil aus einer Metamorphose der Außenwandungen entstehend, wobei die Cuticula gesprengt wird. Die reichlichere Ausscheidung von Wasser hierbei ist erst die Folge davon, daß außerhalb der Zelle jener osmotisch wirksame Stoff vorhanden ist, welcher aus der Zelle Wasser saugt, ebenso wie jede Stelle einer Schnittfläche eines beliebigen Pflanzenteils sich mit Wasser bedeckt, wenn man ein Körnchen Zucker oder Salz darauf legt. Denn wenn man das Nectarium mit Wasser abwäscht, so hört die Ausscheidung auf und tritt erst wieder ein, wenn eine geringe Zuckermenge darauf gebracht worden ist. b) Die Wachsausscheidungen, welche auf Stengeln, Blättern und Früchten einen zarten, abwischbaren Reif darstellen, bekannt am Rohl, Mohn, an Pflaumen 2c. Sie entstehen in nicht näher bekannter Weise als Ausschüttung der Cuticula; aber einmal gebildet und durch Abwischen entfernt entstehen sie nicht von neuem. Wir haben sie oben als ein die Transpiration beschränkendes Mittel und als Schutz vor Denezung kennen gelernt (S. 89). c) Die Ausscheidung von ätherischen Ölen und Balsamen. Durch sie werden namentlich junge, aus dem Knospenzustande sich entfaltende Baumblätter mit einem mehr oder weniger stark riechenden Firnis überzogen, der bisweilen auch noch im späteren Zustande sich erhält, wie an den Erlen, Birken, Pappeln. Hier entsteht das Secret aus Epidermiszellen oder aus besonderen haarartigen Bildungen der Oberhaut (Leimgotten), welche durch Auflösung ihrer Membranen und zum Teil durch ihren Zellinhalt das Material zu dem Secrete liefern. Auch gehört

hierher die vielen Kräutern, besonders Labiaten, eigene klebrige und riechende Behaarung, wo die köpfchenförmigen Endzellen (Drüsen) von Haaren ein ätherisches Öl ausschütten. Diese Secretionen scheinen entweder dazu zu dienen, die Transpiration der betreffenden Pflanzenteile zu vermindern oder sie vor der Fressbegierde der Tiere, denen sie dadurch widerwärtig sind, zu schützen.

## 2. Innere Secretionen.

Diese treten meist in besonderen Hohlräumen auf, welche gewöhnlich in Form langer Kanäle durch die Pflanzenteile sich hinziehen. Hierher gehören die Öl- und Harzgänge, welche in den Nadeln, in der Rinde und bisweilen auch im Holze der Coniferen, sowie auch vieler ausländischer Laubbäume vorkommen, ferner die Ölgänge der Früchte und vegetativen Organe der Umbelliferen, die Gummigänge der Cycadeen zc. Diese Secretbehälter sind Inter-cellularräume, also Lücken zwischen den Zellen ohne eigene Haut. Sie entstehen

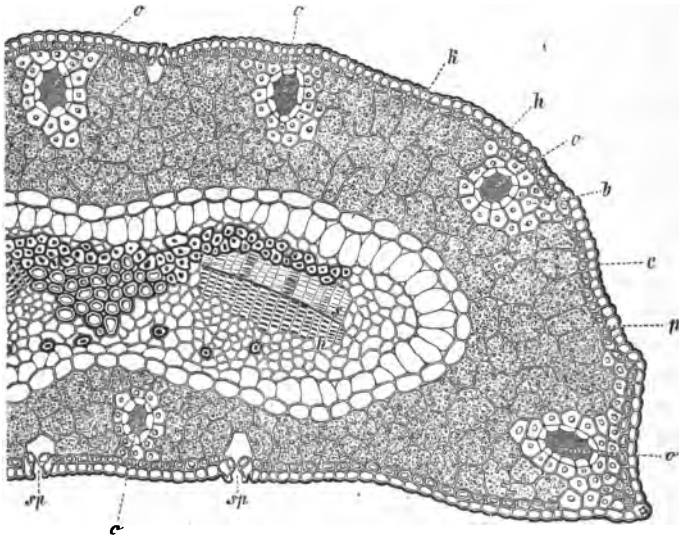


Fig. 40. Ölgänge der Kiefernadel.

Stück der Kiefernadel im Querschnitt; e Epidermis, sp Spaltöffnungen, h unter der Epidermis liegende Schicht dickwandiger mechanischer Zellen, p das Chlorophyll-führende Blattgewebe mit gefalteten Wänden. Darin stehen in bestimmten Entfernungen die Ölgänge o, in denen Terpentinöl enthalten ist; jeder schizogen entstanden und ausgekleidet von einer Lage zartwandiger secernierender Zellen, um welche noch eine mechanische Scheide von dickwandigen Zellen sich herumlegt. In der Mitte der doppelte Fibrovasalstrang, nur die eine Hälfte dargestellt, bestehend aus dem Holzteil h und dem Siebteil s, umgeben von einer dicken Parenchymscheide k. Nach Eschsch.

auf zweierlei Weise, und danach ist auch die Art, wie das Secret entsteht, eine verschiedene. Lyfigen nennt man sie, wenn an der Stelle des Kanales ursprünglich Zellen sich befanden, welche dann verschwunden sind, indem ihre Membranen sich auflösten; dabei ist das, was als Secret den Kanal erfüllt, vorher als Zellinhalt in den betreffenden Zellen entstanden. Für diese verhältnismäßig seltene Entstehungsweise bieten einige Harzbehälter bei Nadelhölzern Beispiele. Der gewöhnlichste Vorgang bei den Del- und Gummigängen ist die schizogene Entstehung. Hier bildet sich der Intercellularkanal dadurch, daß die Zellen selbst auseinanderweichen und durch ihre Vermehrung im Umkreise des Kanales den letzteren erweitern. In diesem Falle haben die den Kanal unmittelbar einfassenden Zellen eine besondere Beschaffenheit: sie stellen kleine parenchymatische, dünnwandige, nur mit wässerigem Plasma erfüllte Zellen dar; von ihnen geht die Secretion aus, sie schütten in nicht näher aufgeklärter Weise das Secret in das Innere des Kanales, selbst aber enthalten sie in ihrem Innern in der Regel nichts davon. Andere Secrete finden wir in eigentümlichen Schläuchen, Secretschläuchen, enthalten, also in Behältern mit eigener Haut; es sind das eben eigentliche Zellen, welche mehr oder weniger zu schlauchförmigen Gebilden sich verlängern, wohl auch durch Fusion unter Resorption ihrer Quermände zu einem weithin laufenden communicierenden Röhrensystem werden. Hier handelt es sich namentlich um die Milchsaströhren, welche beim Mohn und anderen Papaveraceen, vielen Compositen, bei Campanulaceen, Euphorbiaceen und anderen Pflanzenfamilien auftreten und sich in der Regel durch alle Pflanzenteile hindurch erstrecken. Der Milchsaft, den diese Röhren enthalten und der bei Verwundungen

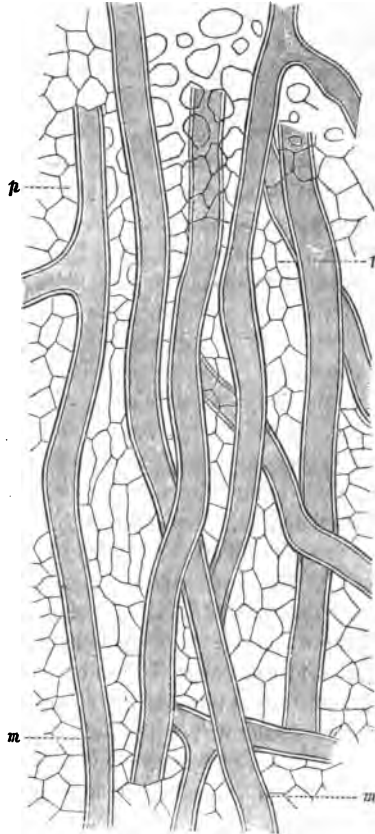


Fig. 41. Milchsaströhren aus dem Stamm von *Euphorbia resinifera*, im Längsschnitt durch die Rinde, wo zwischen den Parenchymzellen pp die mit Milchsaft erfüllten verzweigten Milchröhren m m in verschiedenen Richtungen laufen.

Nach Eschsch.

wie eine weiße oder gelbe Milch ausfließt, ist eine Flüssigkeit, in welcher in Form einer milchigen Emulsion Kautschukförmchen, auch wohl Harz- und Fetttröpfchen, bisweilen einige Stärkekörnchen suspendiert und Gummi, Glykose, Gerbstoffe und vor allen Alkaloide, denen diese Milchsaft ihre meist starke Giftigkeit verdanken, gelöst sind. Gummischläuche sind kürzere schlauchförmige Zellen, welche zerstreut im Parenchym gewisser Pflanzen vorkommen, besonders bei vielen Monokotylen, wie Eiliceen, Stribeen, Orchideen zc., wo sie gewöhnlich in ihrem als Zellinhalt entstehenden Gummischleim auch ein Bündel KrySTALLNadeln von Kalkoxalat enthalten, ferner bei Eiliceen, Malvaceen und verwandten Familien, wo das Gummi den Charakter von Zellmembranverdünnung hat. Auch bei diesen inneren Secreten ist eine Bedeutung für das Pflanzenleben meistens erkennbar. Sicher ist, daß alle diese Stoffe einmal gebildet, nicht wieder in den Stoffhaushalt der Pflanze zurückkehren. Zweifelhaft könnte dieses nur bezüglich des Milchsaftes sein, der von Manchen für ein wieder zur Nahrung verwendbarer Saft, der in den Milchsafttröhren durch die Pflanze wandere, betrachtet wurde. Doch konnte man für diese Ansicht nur die eine Wahrnehmung anführen, daß wenn solche Pflanzen im Dunkeln oder in kohlen-säurefreier Luft am Lichte wachsen, also an der Assimilation gehindert sind, ihr Milchsaft seine Trübung verliert, bei Eintritt normaler Verhältnisse aber wieder milchig wird. Dies beweist aber nicht, daß die hungernde Pflanze aus dem Milchsaft Stoffe herausnimmt, denn dieser Saft muß nothwendig dünnflüssiger werden, wenn er sich auf die länger werdenden Stengel verteilt, ohne daß er währenddem neue feste Substanz erhält. Vielmehr ist die Bedeutung der Öl-, Harz- und Milchsaft-Secretionen die eines Schutz- und Heilmittels bei Verwundungen. Eine Wunde, welche mit Öl, Harz oder an der Luft erhärtendem Milchsaft bedeckt ist, ist dadurch mit einem natürlichen Wundbalsam versehen, der nachweislich conservierend wirkt und die sonst unvermeidlichen Fäulnisprocesse der Wunde verhütet. Thatsächlich fließen jene Secrete, wo sie vorhanden, bei jeder Verwundung aus und überziehen die Wundstelle. Von dieser conservierenden Eigenschaft des Terpentinsöls und Harzes machen wir Gebrauch, indem wir Theer, Colophonium und ähnliche Producte zum Bestreichen der Baumwunden, der Pfähle zc. verwenden. Wenn man aber die Bestimmung dieser inneren Secrete darin sieht, daß sie infolge von Verwundung leicht und reichlich ausfließen, so erscheinen nun auch die Verteilung und Anordnung derselben in der Pflanze sehr zweckmäßig. Denn dieselben erstrecken sich durch alle Pflanzenteile, von den Wurzeln bis zu den äußersten Enden der Blätter und zu den Früchten; dabei liegen sie der Oberfläche des Pflanzenteiles genähert, denn die Öl- und Harzgänge laufen vorwiegend in der Rinde nahe unter der Epidermis (Fig. 40), die Milchsafttröhren ebenfalls in der Rinde, sehr häufig auch im äußeren Teile des Phloëms, und im Blatte gehen sie wie Ader, meist mit den Gefäßbündeln zusammen, durch das grüne Gewebe. Daher hat eine schon wenig tiefgehende Wunde den Erguß solchen Secretes zur Folge. Daß diese Secretbehälter be-

sonders häufig vor den Gefäßbündeln stehen, dürfte dahin deuten, daß vor allen diese Organe vor Verwundungen oder deren Folgen geschützt werden sollen. Selbst gröbere bis ins Holz gehende Stammwunden sehen wir bei den Nadelhölzern mit Harz sich überziehen, weil hier auch im Holze meist Harzgänge vorhanden sind. Daß durch Verwundung bloßgelegtes Holz durch Bedeckung mit Harz vor Verwesung geschützt wird, ist bekannt. Die Milchsäfte haben vielleicht nicht bloß den Zweck, daß sie, wenn sie ausgeflossen und eingetrodnet sind, eine schützende Wundbede so wie das ergossene Harz darstellen, sondern auch daß sie wegen der Bitterkeit und der heftigen Giftwirkung die sie ihrem Gehalt an Alkaloiden verdanken, den freßbegierigen Tieren ihre Versuche, die Pflanze zu verwunden, rechtzeitig verleiten, indem dieser Saft schon bei kleinen Verletzungen in großen Tropfen hervorquillt. Einen jedenfalls ganz anderen Zweck haben die Gummischläuche; man hat sie wegen der Hygroscopicität des Gummischleimes als Wasserspeicher für die Gewebe, in denen sie zerstreut liegen, gedeutet.

Außer den Secreten erzeugt aber die Pflanze noch mancherlei andere Stoffe, die auch als Endproducte auftreten, d. h. nicht wieder anderweit verwendet werden, sondern als solche mit dem Pflanzenteile, in welchem sie enthalten sind, vergehen. So z. B. die verschiedenen Farbstoffe, welche die bunten Farben der Blumen und Früchte bedingen. Die Pflanze braucht diese Stoffe, um die betreffenden Teile den Augen der Tiere auffallend zu machen, welche entweder die Blüten behufs Bestäubung besuchen, oder den Früchten behufs Verbreitung der Samen nachgehen sollen. Auch die auf den Geruchsinne der blütenbesuchenden Insecten wirkenden ätherischen Öle der wohlriechenden Blüten sind Anlockungsmittel für diese Bestäubungsvermittler. Auch diejenigen Stoffe gehören hierher, welche den Wohlgeschmack vieler Früchte hervorbringen, wie Fruchtzucker, gewisse organische Säuren, aromatische Stoffe zc.; durch sie verlockt die Pflanze Tiere und Menschen, die Früchte zu holen und dadurch zur Verbreitung der Samen beizutragen.

## 2. Kapitel.

### Die einzelnen Arten der Pflanzenstoffe.

#### I. Die Kohlenhydrate.

##### A. Die Cellulose-Gruppe.

Die hierhergehörigen Verbindungen sind alle nach der Formel  $C_6 H_{10} O_5$  zusammengesetzt. Wir unterscheiden:

1. Cellulose oder Zellstoff, der hauptsächlich Bestandteil der Zellmembranen, ein in Wasser und den meisten anderen Flüssigkeiten unlöslicher, aber für Wasser imbibierbarer und damit mehr oder weniger quellender Körper.

Seine wichtigsten Reactionen sind: Jodtinctur und verdünnte Schwefelsäure oder eine Auflösung von Jod mit Chlorzink-Jodkalium erzeugen eine blaue Färbung, concentrirte Schwefelsäure, sowie eine Lösung von Kupferoxydammoniat bringen die Cellulose zur Auflösung. Die Zellmembranen der Pilze geben meistens mit den genannten Jodpräparaten keine Blaufärbung und sind gegen concentrirte Schwefelsäure resistenter; man hat deshalb hier eine besondere Modification, Pilzcellulose, angenommen. Aber auch die Wurzelepidermis und Wurzelhaare vieler höherer Pflanzen zeigen dieses Verhalten. Man kann jedoch nach sehr langer Behandlung mit Kalilauge oft die vorher ausbleibende Jodreaction erzielen. Zu den chemischen Eigenschaften der Cellulose gehört auch, daß sie sich durch Einwirkung von Säuren verzuckern läßt, wobei sie Dextrose liefert. Die Cellulose entsteht immer erst in der Zelle selbst, deren Membran sie bilden soll. Sie wird also hauptsächlich in allen wachsenden Pflanzenteilen erzeugt. Es müssen also andere organische Verbindungen sein, welche das Material dazu liefern. Da sich thatsächlich nachweisen läßt, daß nach den wachsenden Organen hin Traubenzucker in den parenchymatischen Zellen wandert (S. 152), so ist die Annahme berechtigt, daß dieser das Material darstellt, aus welchem die wachsende Zelle ihren Zellstoff bereitet. Die in den Reservestoffbehältern (S. 155) aufgespeicherten stickstofffreien Verbindungen, wie Stärkemehl, Rohrzucker, Inulin, fettes Öl, liefern das Material für diejenige Cellulose, welche zum Aufbau der Zellen gebraucht wird, aus denen die Triebe und Wurzeln bestehen, die jenen reserveshaltigen Organen entpriessen. Denn wenn man Samen oder Wurzelstöcke, Knollen oder Zwiebeln im Dunkeln ohne äußere Nahrungszufuhr auskeimen läßt, so bilden sich eine Menge neuer Organe, während gleichzeitig die in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten eben genannten Stoffe verschwinden; die letzteren müssen also das Material für die Masse der neugeschaffenen Zellmembranen geliefert haben, da Assimilation von Kohlensäure zu organischen Verbindungen hierbei ausgeschlossen ist. Wie jedoch diese verschiedenen Verbindungen zu Cellulose umgearbeitet werden, darüber ist nichts näheres bekannt. Bei den meisten jener Stoffe geschieht das offenbar erst, nachdem dieselben gewisse Umsetzungen erfahren haben, vielleicht in Traubenzucker übergegangen sind; aber selbst das ist ungewiß, ob der in der Zelle wirklich aufgelöst vorhandene Traubenzucker direkt in Cellulose umgewandelt wird. Was wir von der Bildung der Zellhaut mikroskopisch erkennen können, deutet auf eine innige Beteiligung des Protoplasmas. Bei der Zellteilung sehen wir zwischen den beiden sich sondernden Protoplasma-körpern die Zellplatte, die aus sehr kleinen sichtbaren Körnchen sich aufbaut, als Anfang der Zellscheidewand auftreten (S. 5). Aus welchem Stoff aber diese Körnchen zunächst bestehen, ist nicht festgestellt. Auch wenn nackte Zellen sich mit einer Zellmembran umfüllen, wird der Stoff dazu aus dem Protoplasma ausgeschieden. Man hat daher sogar die Vermutung gehegt, daß die Cellulose als ein Spaltungsproduct von Eiweißkörpern entstehe. Wenn eine Zelle, die eine vollständige Zellmembran besitzt, noch weiter wächst, so wird noch mehr

Cellulose gebildet, damit die Membran in die Fläche wachsen kann, aber bei dieser Bildung scheint das Protoplasma nicht so unmittelbar beteiligt, denn es muß angenommen werden, daß in der Membran selbst durch Intussusception (S. 29) neue Cellulosemoleküle zwischen den vorhandenen auftreten, gleichsam auskristallisieren aus einer in die Membran eingebrungenen Lösung des zellhautbildenden Stoffes. Kurz vor und während der Zeit des stärksten Flächenwachstums der Membran der sich streckenden Zellen erscheinen gewöhnlich kleine Stärkekörnchen im Innern der Zelle, im Protoplasma, die in der erwachsenen Zelle wieder verschwunden sind (Fig. 14 u. S. 155) und also wahrscheinlich einen Teil des nachher als Cellulose erscheinenden Materials darstellen. Wenn Zellen ihre Membran stark verdicken, wird ebenfalls viel Cellulose erzeugt. Auch diesen Vorgang sehen wir nur in solchen Zellen eintreten, welche noch Protoplasma im Innern enthalten, wiewohl auch hier die Bildung der neuen Cellulose meist wiederum in der Zellmembran selbst durch Intussusception erfolgt. Auch hier erscheint oft das zellhautbildende Material kurz vorher in Form von zahlreichen Stärkekörnern im Innern der betreffenden Zelle oder in unmittelbar benachbarten Zellen (Stärkescheibe S. 163). Aber selbst in diesen Fällen des Wachstums der Membran durch Intussusception hat man neuerdings die Vorstellung einer directen Umwandlung von Plasmateilchen in Zellhautmoleküle festgehalten, weil man in der Zellmembran allgemein die Anwesenheit von Eiweißstoffen nachweisen zu können geglaubt hat, was indessen noch als unentschieden gelten muß.

Die einmal gebildete Cellulose wird mit wenigen Ausnahmen nicht wieder aufgelöst und anderweit verwendet. Denn die Membranen der Zellen bleiben unverändert bis zum Tode des Pflanzenteiles. Die Auflösung der Querscheidewände bei der Entstehung der Gefäße (S. 101) und die Auflösungen von Zellmembranen, die bei den lyssigen Secretionen (S. 169) stattfinden, gehören zu jenen Ausnahmen. Der wichtigste Fall von Wiederauflösung und Wiederverwertung von Cellulose findet sich aber bei denjenigen Samen, wo sie als Reservestoff auftritt (S. 159), indem hier die Zellen des Endosperms oder der Cotyledonen stark verdickte Membranen besitzen und diese Membransubstanz bei der Keimung größtenteils aufgelöst wird, wie bei der Dattel und anderen Palmen, bei Eilicaceen, Irideen, bei Tropaeolum, Impatiens, Paeonia, bei den Primulaceen etc. Diese wiederauflösbare Cellulose scheint auch chemisch von dem gewöhnlichen Zellstoff verschieden zu sein. In einigen der genannten Samen ist dies unzweifelhaft der Fall; sie stellt hier die als Amyloid bezeichnete Modification dar. Dieser Name soll an das Stärkemehl erinnern, welchem diese Cellulose insofern ähnlich ist, als sie schon mit bloßem Lob sich blau färbt und in heißem Wasser aufquillt.

Es giebt Zellgewebe, deren Membranen zwar anfangs aus reiner Cellulose bestehen, später aber noch eine andere organische Verbindung enthalten. Man hat diese Stoffe generell als inkrustierende Substanz bezeichnet, weil man sie durch geeignete Behandlung z. B. mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali aus den Membranen entfernen kann und dann die reine Cellulose zurückbehält.



Es handelt sich hier besonders um zwei Fälle: 1) die Verholzung der Zellmembran, die bei allen holzigen Geweben, also namentlich im eigentlichen Holze der Bäume, aber auch in harten Frucht- und Samenschalen zu finden ist. Verholzte Zellen sind immer ziemlich dickwandig, und es sind dann immer die Verdichtungsschichten der Membran, welche diese chemische Veränderung erlitten haben. Die sogenannte primäre Membran, welche die äußerste, den benachbarten Zellen gemeinsame sehr dünne Lamelle darstellt, aus der die noch unverdickte Zellmembran allein bestand, hat bei den Holzgeweben gewöhnlich die Eigenschaften der Cuticularsubstanz (s. unten). Auch ist sehr häufig die innerste, das Lumen der Zelle auskleidende Schicht der Holzzellmembran nicht verholzt, sondern aus reiner durch Chlorzinkjod sich bläuenden Cellulose gebildet; man nennt diese innerste Schicht die tertiäre Membran und bezeichnet die übrigen allein verholzten Schichten als sekundäre Membran. Die Verholzung erkennen wir an folgenden Reactionen. Concentrierte Schwefelsäure löst auch diese Membranen auf; aber die Jodlösungen bringen nur eine gelbe Farbe hervor; mit Phloroglucin und Salzsäure färben sich verholzte Membranen lebhaft rot, während die aus reiner Cellulose bestehenden ungefärbt bleiben; auch haben verholzte Gewebe die Eigenschaft aus Farbstofflösungen, wie Fuchsin, Karmin zc. den Farbstoff in sich aufzuspeichern. Die chemische Verbindung, welche in den verholzten Membranen neben der Cellulose vorhanden ist, kennt man nicht genauer, jedenfalls besteht sie aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, ist aber weit kohlenstoffreicher als Cellulose; im Holze der Bäume hat man sie als Holzstoff, Lignin oder Xylogen bezeichnet; die in den holzigen Fruchtschalen vorkommende scheint davon verschieden zu sein. Mit dem Namen Holzgummi hat man eine durch Natronlauge aus dem Holze ausziehbare Substanz belegt; er ist nicht recht bezeichnend, denn es hat sich herausgestellt, daß dieser Stoff mit Cellulose gleiche Zusammensetzung und Reaction hat, doch liefert er bei der Inversion keine Dextrose, sondern einen linksdrehenden Zucker. 2) Die Verkorung und Cuticularisierung der Zellmembran. Die erstere finden wir bei den Zellen des Korkes, dieses wichtigen, die Verdunstung verlangsamenden Hautgewebes (S. 89), die letztere bei der in gleicher physiologischer Weise functionierenden Cuticula der Außenmembran der Epidermiszellen (S. 88). In beiden Fällen liegt eine sehr ähnliche chemische Veränderung der Membran vor, denn Korkzellhäute und Cuticula zeigen übereinstimmend folgende Reactionen: in concentrirter Schwefelsäure, desgleichen in Kupferoxydammoniak bleiben sie ungelöst, kochende Kalilauge löst sie auf, Jodlösungen bringen keine Blaufärbung hervor. Der für den Kork charakteristische Korkstoff oder Suberin, sowie das in der Cuticula enthaltene Cutin oder die Cuticularsubstanz sind nahe verwandte kohlenstoffreiche Verbindungen, welche zu den fettartigen Körpern gehören, denn beide lassen sich durch kochende Alkalien verseifen, indem sie in eigentümliche Fettsäuren übergehen. In den verkorkten und cuticularisierten Membranen lassen sich außerdem Cellulose sowie noch mehrere andere Stoffe nachweisen, besonders Fette und

Wachs, die durch Chloroform oder Alkohol und Äther extrahiert werden, in geringer Menge auch Farbstoffe.

2. Stärkemehl, amyllum, ebenfalls ein Kohlenhydrat, ein in Form von Körnern im Inneren der Zellen auftretender Stoff, der in kaltem Wasser unlöslich ist, daher nach Zerreiben oder Zermahlen der Pflanzenteile aus dem Waschwasser als weißes Mehl sich absetzt. Das Stärkemehl hat die Formel der Cellulose und zeigt auch dieser sehr ähnliche Reactionen. Denn die Stärkekörner sind in Alkohol, Äther und ähnlichen Flüssigkeiten unlöslich, aber mit heißem Wasser quellen sie zu einem Kleister (Stärkekleister) auf, und durch Jod allein werden sie bei Gegenwart von Wasser dunkelblau gefärbt. Jedes Stärkekorn, namentlich die größeren Körner sind aber aus verschiedenem Stoff zusammengesetzt. Dies spricht sich schon in der Schichtung der Körner aus,

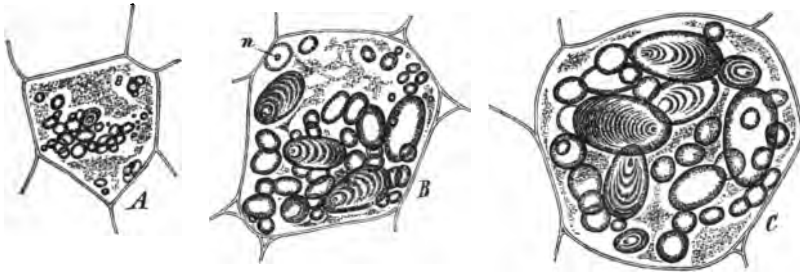


Fig. 42. Wachstum der Stärkekörner.

Zellen der Kartoffelknollen in verschiedenem Alter mit den darin enthaltenen Stärkemehlkörnern bei gleicher Vergrößerung: A aus einem Knollen von 0,5 cm, B aus einem solchen von 2 cm Durchmesser, C aus einem erwachsenen Knollen. In A sind die Stärkemehlkörner höchstens 13,5 Mikromillimeter ( $= \frac{1}{1000}$  mm), in B 35, in C 54 Mikromillimeter lang. An den größeren Stärkekörnern ist die excentrische Schichtung deutlich erkennbar, welche mit dem Wachsen durch innere Differenzierung zunimmt. Bei n der Zellkern.

(Frank u. Schirch, Wandtafeln VI.)

indem um eine oft excentrisch liegende Mitte abwechselnd stark und schwach lichtbrechende Schichten verlaufen (Fig. 42), die durch ungleichen Wassergehalt bedingt sind. Wenn man Stärkekörner zerreibt, so läßt sich aus ihnen ein in kaltem Wasser löslicher, mit Jod sich bläuender Bestandteil ausziehen. Auch aus unzertrümmerten Körnern kann man diesen Stoff entfernen durch verschiedene Lösungsmittel, wie Speichel, Malzauszug, verdünnte Säuren, und es bleibt dann ein die Form des Kornes behaltender Bestandteil zurück, der wie Cellulose reagiert, d. h. mit Jod allein nur gelb, aber mit Chlorzinkjod sich blau färbt. Diese beiden Bestandteile hat man Granulose und Stärkcellulose genannt. Stärkemehl wird mit Ausnahme der Pilze, wo es überall fehlt, von

allen Gewächsen erzeugt, in großen Massen allerdings nur von solchen Pflanzen, bei denen es die Rolle eines Reservestoffes (S. 157, 160) spielt, wie in Kartoffelknollen, in vielen unterirdischen Organen und in vielen Samen, wie bei Cerealien, Polygonaceen, Leguminosen, wo die betreffenden Zellen mit Stärkekörnern vollgepfropft sind. In den Kartoffelknollen schwankt der Stärkegehalt von 14 bis über 30 pCt.; es finden sich in den Samen der Erbsen 58, der Bohnen 45, des Hafers 47, der Gerste 58, des Roggens 60, des Weizens und der Hirse 64, des Mais 65, des Reis sogar 76 pCt. Stärke. Sago ist das aus den Stämmen der Palmen und Cycadeen, Arrow-Root das aus Marantaceen-Wurzelstöcken gewonnene Stärkemehl. Sonst erscheinen Stärkekörnchen transitorisch bei der Umsetzung eines Stoffes in einen anderen, so gewöhnlich in wachsenden Zellen (Fig. 14), in den Chlorophyllkörnern bei der Assimilation (Fig. 30), auch während der Auflösung gewisser Reservestoffe, wie z. B. von Cellulose oder fettem Öl. Stärkemehl ist immer eine zur Auffpeicherung von Kohlenhydrat sehr geeignete Verbindung,

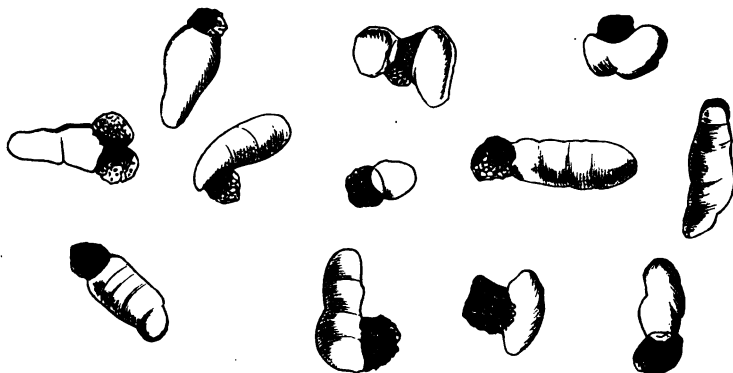


Fig. 43. Stärkebildner aus dem Wurzelstock von *Iris germanica*.

Eine Anzahl junger wachsender Stärkekörnchen, an denen ein aus Protoplasmasubstanz gebildetes Korn sichtbar ist, von welchem aus das Wachsen des Stärkekornes erfolgt und gegen welches auch die Schichtung derselben orientiert ist. Stark vergrößert. (Frank u. Eshirch, Wandtafeln VI.)

weil es als ein in Wasser unlöslicher Körper biosmotisch unwirksam ist. Die Bildung des Stärkemehls geht stets im Protoplasma der Zelle vor sich, wobei es zunächst in Form sehr kleiner Körnchen entsteht, die allmählich wachsen und mehr oder weniger groß werden (Fig. 42). In manchen Fällen ist dabei ein sogenannter Stärkebildner zu sehen, ein aus Plasma bestehendes körnchenförmiges Gebilde, an welchem das kleine Stärkekorn gleichsam ankrystallisiert und mit dem es auch bei seinem weiteren Wachsen in Verbindung bleibt (Fig. 43). Der Stoff, aus welchem die Stärkekörner unmittelbar gebildet werden, dürfte

meistens ein lösliches Kohlenhydrat, besonders Glykose sein, denn in dieser Form wandert namentlich das die Reservestärke bildende Material in die betreffenden Organe ein (S. 152). Das endliche Schicksal aller Stärkekörner, sowohl der Reservestärke, als auch der transitorischen Stärke, besteht darin, wieder aufgelöst zu werden. Da in reinem Wasser die Stärkekörner unlöslich sind, so bedarf es dazu gewisser chemischer Einwirkungen. Künstlich kann man das Stärkemehl invertieren und auflösen, z. B. durch Behandlung mit Säuren, wodurch es in Dextrin und weiterhin in Zucker übergeht. In der Pflanze wird die Auflösung, also die Umwandlung in Zucker, durch ein besonderes Ferment bewirkt, welches zur Zeit, wo dies geschehen soll, in den stärkehaltigen Zellen entsteht. Dieses ist die Diastase (s. unten), die in der keimenden Gerste, also im Malz, und in anderen stärkereichen Samen zu finden ist, die man aber auch in allen anderen Pflanzenteilen, wo Stärkekörner gelöst werden, nachgewiesen hat. Zu dieser diastatischen Wirkung ist auch freie Säure notwendig; neutral reagierender Malzauszug hat schwache, alkalischer keine Wirkung. Bei dieser Auflösung sehen wir das Stärkekorn nach und nach verschwinden, und zwar nicht unter Aufquellung, sondern indem es von außen gleichsam abschmilzt, bald ziemlich gleichmäßig, bald stellenweise rascher, so daß es dabei wie zernagt oder wie durch Gänge zerflüßt aussieht (Fig. 44).

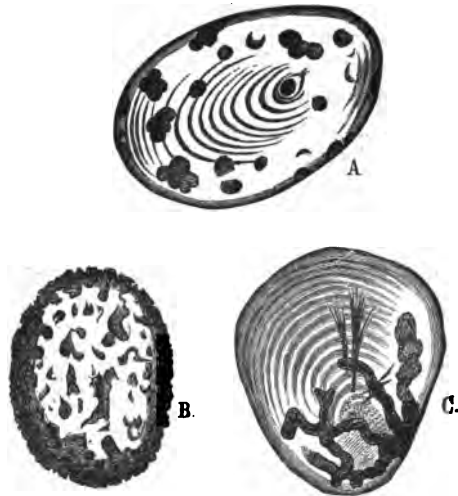


Fig. 44. Auflösung der Stärkekörner in der keimenden Kartoffelknolle.

A. Zeigt das Stärkekorn noch wenig angegriffen, nur an der Oberfläche mit beginnender Corrosion; B ein Zustand, wo es durch stärkeres Abschmelzen von außen bereits kleiner geworden ist. C eine Auflösungsform, wo es durch von außen eindringende Gänge wie durchfressen aussieht.

(Frank u. Eschrich, Wandtafeln VI.)

Als lösliche Stärke hat man einen gelöst im Zellsaft der Epidermiszellen der oberirdischen Organe von Gagea und anderen Liliaceen, auch derer von Saponaria, Gypsophila und wenigen anderen Pflanzen auftretenden, durch Sod sich blaufärbenden Körper bezeichnet, dessen Natur und Bedeutung noch ungenügend bekannt sind.

3. Dextrin oder Stärkergummi. Bei der Invertierung des Stärke-  
 Frank, Pflanzenphysiologie.

mehls in Zucker entstehen als Übergangsproducte zunächst Körper, welche noch die Zusammensetzung des Stärkemehls zeigen, aber bereits in kaltem oder heißem Wasser löslich, in Alkohol aber unlöslich sind, und deren Lösungen den polarisierten Lichtstrahl nach rechts ablenken. Gegen Jod zeigen sie ein verschiedenes Verhalten, wonach man verschiedene Dextrine unterscheidet: die mit Jod nicht färbbare Form als Achroodextrin, die damit sich rötende als Erythrodextrin, und die sich blaufärbende als Amylodextrin; doch ist auch angenommen worden, daß das letztere mit der Gramulose (S. 175) identisch sei. In geringen Mengen hat man Dextrin in vielen Pflanzensäften nachgewiesen.

4. Sinistrin, ein dem Dextrin ganz analoger, aber linksdrehender Körper, den man in Meerzwiebeln und anderen Monofotylen, auch in Keimen der Gerste gefunden hat.

5. Inulin, dem Stärkemehl gleich zusammengesetzt, aber im Saft der Zellen aufgelöst vorkommend, durch Jod sich nicht färbend, geschmacklos, in seiner Lösung den polarisierten Lichtstrahl nach links ablenkend und durch Alkohol in Form sogenannter Sphärokrystalle, d. i. kugelförmige, concentrisch aus strahligen Teilchen bestehende Gebilde, in den Zellen sich abscheidend. Das Inulin ist auf wenige Pflanzen beschränkt und tritt als Reservestoff in den unterirdischen Organen auf, gewissermaßen an Stelle von Stärkemehl; so besonders in den Knollen der Georginen, der Topinambur, in den Wurzeln von Eichorien, Taraxacum, Inula und anderen Compositen, sowie einiger verwandter Familien. Es entsteht hier aus einwandernder Glykose und verwandelt sich bei der Auswanderung wieder in diese zurück.

6. Gummi und Pflanzenschleime sind Kohlenhydrate von der Formel der Cellulose, die aber dadurch charakterisirt sind, daß sie mit kaltem Wasser zu einer schleimigen, klebenden Masse aufquellen. Sie sind in Alkohol unlöslich und gehen durch Kochen mit Säuren ebenfalls in Traubenzucker über. Sie zerfallen in zwei Gruppen: erstens die echten Gummi- und Schleimarten, welche bei Behandlung mit Salpetersäure außer Oxalsäure auch Schleimsäure liefern und die zugleich mit Jod keine Blaufärbung zeigen, und zweitens die der Cellulose verwandten Schleime, welche mit Salpetersäure behandelt nur Oxalsäure geben und durch Jod blau oder violett gefärbt werden. Physiologisch haben sie im Pflanzenreiche die allerverschiedenartigste Bedeutung. Daß sie so wie Cellulose Endproducte des Stoffwechsels sind, die nicht wieder resorbiert werden, darin scheinen sie alle übereinzustimmen. Wir unterscheiden folgende Arten des Vorkommens: a) Schleime in den Epidermen von Samen und Früchten. Der reichliche Schleim, den man erhält, wenn man Leinsamen, Quittensamen, die Samen von Plantago, vom Senf, Leindötter, Kresse und vieler anderer Cruciferen, die Früchte von Salvia u. mit Wasser übergießt, rührt aus den Epidermiszellen her; infolge seines starken Aufquellens bei Wasserzutritt sprengt er diese Zellen und quillt aus ihnen hervor, die Samen einhüllend. In diesen Zellen ist er in Form von Verdichtungsschichten der Zell-

membranen abgelagert und entsteht hier auch so wie sonst die Cellulose, nämlich aus Stärkekörnern, welche vorher in diesen Zellen enthalten sind. Der Nutzen dieser Einhüllung der Samen in Schleim scheint darin zu bestehen, daß dieselben an die Erde anleben und dadurch dem hervordachsenden Würzelchen den Rückhalt bieten, den dasselbe nöthig hat, um in die Erde sich einzubohren; keimende Samen, die der Schleimschicht künstlich entkleidet sind, bringen ihr Würzelchen kaum in den Boden. b) Gummischläuche, d. s. meist langgestreckte Zellen, welche in den parenchymatischen Geweben des ganzen Pflanzentörpers, sowohl unter- wie oberirdischer Organe, zerstreut liegen. Sie kommen bei vielen monokotylen Familien vor, wie Liliaceen, Trideen, Orchideen zc.; hier hat das Gummi mit der Zellmembran nichts zu thun, es sind dünnwandige Zellen, in deren großem Sastraum das Gummi in aufgelöster Form entsteht, ohne daß dabei eine Stärkebildung sich zeigt, nur treten gewöhnlich Kalkoxalatkrystalle auf, die in der Mitte des Gummischleims stecken. In dem Verwandtschaftskreise der Malvaceen, Liliaceen zc. kommen ähnliche Gummischläuche vor; hier aber stellt das Gummi mächtige Verdickungsschichten der Zellmembran dar, welche das Lumen der Zelle zuletzt ganz erfüllen. c) Gummigänge, d. s. Inter-cellularkanäle, die ebenfalls durch die parenchymatischen Gewebe der ganzen Pflanze verlaufen und in denen das Gummi durch Secretion der umgebenden Zellen abgesondert wird (S. 168). Wir finden sie namentlich bei Cycadeen und Marattiaceen. Die physiologische Bedeutung der Gummischläuche und -gänge ist bis jetzt nicht sicher erkannt (vergl. S. 171). d) Gummi im Schutz- und Kernholz. Nach jeder Verwundung des Holzkörpers einer lebenden Pflanze entsteht im Holze unmittelbar an der Wundfläche eine Dunkelung, die derjenigen gleicht, wie sie dem Kernholze (S. 94) eigen ist. Diese dunkle Partie grenzt stets den verwundeten Holzkörper nach außen vollständig ab, und ihre Eigenschaften rechtfertigen die Bezeichnung Schutzholz. Die Dunkelung ist nämlich hervorgebracht durch eine Ausfüllung der Hohlräume der Gefäße und Tracheiden mit einer mehr oder minder braunen homogenen Masse, die als ein wasserarmes Gummi von knorpelartiger Consistenz sich erweist und wie Pfropfen jene sonst offenen Hohlräume verstopft. Sie entsteht bald nach der Verwundung wie ein Secret, welches auf der Innenwand der Gefäße in zunächst kleinen, dann größer werdenden Tropfen ausschwißt, wahrscheinlich unter Beteiligung des Inhaltes der an das Gefäß grenzenden Parenchymzellen. Durch diese Gummipfropfen verliert, wie Versuche beweisen, das Schutzholz vollkommen seine Wegsamkeit für Luft und für Wasser, so daß also dadurch die infolge der Verwundung eingetretene Öffnung des Kanalsystems des Holzkörpers wieder geschlossen wird. Auch die Veränderung des Splint- in Kernholz besteht hauptsächlich in demselben Auftreten von Gummi und ist auch mit denselben Änderungen der Eigenschaften verbunden (S. 107). Die Bildung von Schutzgummi ist namentlich für die Laubbäume, die eben durch weite Gefäße sich auszeichnen, charakteristisch. — Bei der massenhaften Bildung von Gummi an den Kirsch-, Pflaumen- und Aprikosenbäumen ist noch

ein besonderer Proceß im Spiele. Verwundungen oder krankhaftes Absterben benachbarter Teile scheint auch hier die Veranlassung zu sein; es tritt infolge dessen eine veränderte Thätigkeit der Cambiumschicht hinzu, indem statt gefäßführenden Holzes abnorm große Complexe von Holzparenchymzellen gebildet werden und diese sich unter vollständiger Auflösung ihrer Membranen zu großen Gummimassen umwandeln; selbst Cambium und Rinde können mit in die Gummimetamorphose hineingezogen werden; daher entstehen hier große Mengen von Gummi, welche die Wundstellen verkleben und oft reichlich nach außen hervorquellen. Der Bildung des arabischen Gummis bei den Mimosa-Arten und des Traganthgummi bei Astragalus-Arten liegt ein ähnlicher Proceß zu Grunde.

Mit dem Pflanzenschleim nahe verwandt sind die Gemisch noch ungenau bekannten Pectinkörper oder Pflanzengallerten, welche in vielen saftigen Früchten vorkommen und deren Lösungen nach dem Einkochen zu einer Gallert gerinnen. Es sind keine Umwandlungsproducte der Zellmembran, aber über ihre wirkliche Bildungsweise und Bedeutung wissen wir nichts.

### B. Die Traubenzucker-Gruppe.

Unter den echten Zuckerarten, d. h. den löslichen süßschmeckenden Kohlenhydraten, ist zunächst die vorstehend benannte Gruppe durch folgende gemeinsame Merkmale charakterisiert. Sie besitzen die Formel  $C_6H_{12}O_6$ , wirken reducierend, d. h. sie bringen in einer Lösung von Kupfervitriol und Kalilauge beim Erwärmen einen rothen Niederschlag hervor, indem sie das Kupferoxydsalz zu Oxydul reducieren, und sind direct gährungsfähig, d. h. sie werden durch Einwirkung von Hefe in Kohlenensäure und Alkohol gespalten. Hierher gehören:

1. Traubenzucker, Krümelzucker, Dextrose oder Glykose, ein den polarisierten Lichtstrahl rechts drehender Zucker, welcher undeutlich (krümelig) krystallisiert. Er tritt wie jeder Zucker gelöst im Saft der Zellen auf und ist die verbreitetste Zuckerart im Pflanzenreiche, denn er findet sich nicht nur in allen süßen Früchten neben Fruchtzucker, sondern ist auch diejenige Form, in welcher die Kohlenhydrate in den Parenchymzellen der Stengel, Blätter, Wurzeln u. aller höheren Pflanzen nach den Verbrauchsorten wandern (S. 152). Wir haben oben gesehen, daß nicht nur Assimilationsproducte, welche aus den Blättern durch die Blattstiele und Stengel nach den Verbrauchsorten geleitet werden, in Form von Traubenzucker dorthin gelangen, sondern auch daß die stickstofffreien Reservestoffe, wie Stärkemehl, Inulin, Rohrzucker, Cellulose, fettes Öl, sich wieder in Traubenzucker zurückverwandeln, um aus ihren Auffpeicherungsorganen nach den Verbrauchsstätten hinzuwandern, wo daraus neue Zellmembranen gebildet werden. Während dieser wandernde Traubenzucker also ein Umsetzungsstoff ist, erscheint derjenige der süßen Früchte als Endproduct des Stoffwechsels. Dasselbe gilt auch von dem in den Honigabsonderungen der Blüten (S. 167) auftretenden Traubenzucker. In den Früchten und im Honig wird er

nicht an Ort und Stelle erzeugt, sondern stammt aus den Assimilationsproducten der Blätter und wird von dort aus eben in Form von Traubenzucker zugeleitet.

2. Fruchtzucker, Schleimzucker oder Laevulose, von dem vorigen dadurch unterschieden, daß er linksdrehend ist und einen nicht krystallisierenden Syrup bildet. Er tritt mit dem vorigen zusammen in den süßen Früchten und im Honig der Blüten auf und stammt wie dieser aus den Assimilationsproducten der Blätter. Es ist daher einleuchtend, daß zur Erzeugung des Zuckers im Obst die Blätter und das Licht nothwendig sind. Das letztere ist dabei natürlich nur für die Thätigkeit der Blätter nöthig, denn Trauben, welche man mit einem dunkeln Rasten umschließt, werden reif und süß, wenn nur die Blätter der Pflanze beleuchtet sind. Hohe Temperatur befördert die Zuckerbildung im Obst, wie die süßeren Früchte beweisen, welche in wärmeren Lagen und Gegenden gewonnen werden. Dies scheint dadurch verursacht zu sein, daß die Temperatur eine bedeutende Einwirkung auf die Geschwindigkeit der Leitung des Zuckers aus den Blättern nach den Früchten ausübt. In den unreifen Trauben herrscht zuerst Dextrose vor, dann erscheint auch Laevulose und diese wiegt in den reifenden Beeren vor; vielleicht entsteht also letztere erst in der Frucht aus ersterer.

### C. Die Rohrzucker-Gruppe.

Hierher gehören Zuckerarten von der Formel  $C_{12}H_{22}O_{11}$ , welche Kupfervitriollösung nicht oder schwach reducieren und meist nicht direct gährungsfähig sind, sondern erst nach Umwandlung in eine der vorigen Zuckerarten Alkohol liefern. Es ist bereits eine ganze Anzahl Zuckerarten aus dieser Gruppe bekannt, die meist auf einzelne Pflanzen oder Pflanzengruppen beschränkt sind; so der Schwammzucker oder die Mykose in vielen Pilzen, Synanthrose in den Knollen von Compositen, Melezitose im Saft der Lärche, Melitose in der australischen Manna aus den Blättern von Eucalyptus-Arten. Die wichtigsten hierher gehörigen Zuckerarten aber sind folgende:

1. Gemeiner Zucker, Rohrzucker, Rübenzucker oder Saccharose. Dieser deutlich krystallisierende und rechtsdrehende Zucker ist derjenige, den uns das Zuckerrohr, die Rüben und andere Zuckerpflanzen, wie Mohrrüben, Zuckerhirse, Zuckerahorn, liefern. Er ist also im Gegensatz zu den vorigen Zuckerarten, welche hauptsächlich den Früchten eigen sind, in den Säften vegetativer Organe, wie der Wurzeln und Stengel einzelner Pflanzen enthalten, und hat hier hauptsächlich den Charakter eines Reservestoffes (S. 161), der aus einwanderndem, in den Blättern gebildetem Traubenzucker entsteht. Beim Wiederverbrauch verwandelt sich dieser Reservestoff in Traubenzucker zurück. Man nimmt an, daß dies durch ein in der Zelle enthaltenes Ferment bewirkt wird. Auch durch Kochen mit verdünnten Säuren kann man den Rohrzucker in Dextrose und Laevulose überführen.

2. Maltose, ein Zucker, welcher in der keimenden Gerste als Umwand-



lungsproduct der Reservestärke neben Dextrin entsteht. Er ist krystallisierbar, stark rechtsdrehend, reducirt Kupfervitriollösung schwach und ist direct gährungsfähig.

## II. Die Pseudozucker.

Darunter verstehen wir süßschmeckende Pflanzenstoffe, die aber von den echten Zuckerarten sich dadurch unterscheiden, daß sie nicht zu den Kohlenhydraten gehören, sondern in ihrer Zusammensetzung einen Mehrgehalt an Wasserstoff zeigen. Der bekannteste ist der Mannit, der in vielen Pilzen vorkommt und namentlich in der Manna, einem Secret, welches ähnlich wie Gummi und Harz aus den Stämmen gewisser Bäume, besonders der Mannaesche, ausschwißt, enthalten ist. Ueber die Entstehung desselben wissen wir nichts näheres.

## III. Die Glykoside.

Auch dieses sind neutrale, in Wasser lösliche und krystallisierbare, nicht flüchtige Verbindungen, welche aber meist durch bitteren Geschmack ausgezeichnet sind und besonders dadurch sich charakterisieren, daß sie unter Aufnahme von Wasser sich in neue Körper spalten lassen, wobei das eine Spaltungsproduct Zucker (Glykose) ist. Diese Zersetzung kann durch Kochen mit verdünnten Säuren oder Alkalien bewirkt werden; sie geschieht aber auch in der Pflanze, und zwar durch die Einwirkung gewisser Fermente, die in diesem Falle vorhanden sind. Ueber ihre Bildung und Bedeutung in der Pflanze wissen wir gar nichts. Kein Glykosid ist über viele Pflanzen zugleich verbreitet, sondern von den vielen, die es giebt, ist jedes nur einer oder wenigen Species eigen. Wir unterscheiden

### A. Stickstoffhaltige Glykoside. Hierher gehören:

1. Amygdalin, in den bitteren (nicht in den süßen) Mandeln, sowie in Samen, Blättern und Rinden anderer Amygdalaceen. Die bitteren wie süßen Mandeln enthalten ein Ferment, Emulsin, welches in Berührung mit dem Amygdalin dieses spaltet in Bittermandelöl, Blausäure und Traubenzucker. Diese Einwirkung tritt aber erst an den zerriebenen Samen auf; es ist nicht genau bekannt, wie beide Stoffe im unverletzten Samen getrennt sind, so daß sie hier nicht aufeinander wirken.

2. Myronsäure, ein schwefel- und stickstoffhaltiges Glykosid in den Samen des Senf. Der letztere enthält zugleich ein Ferment, das Myrosin, welches wiederum erst nach Zerreiben der Samen, die Myronsäure spaltet in Senföl und Zucker.

3. Solanin, eine giftige organische Base, welche allen Solanum-Arten eigen ist, nachweisbar durch rosenrote Färbung, welche sie mit Salpetersäure giebt. Das Bittersüß (Solanum Dulcamara) enthält es ziemlich reichlich; in der Kartoffelpflanze kommt es nur in geringen Mengen vor, und zwar in den

Knollen in mehreren zunächst unter der Schale liegenden Zellschichten, aber auch in den Kartoffeltrieben, wo es anfangs zu-, später abzunehmen scheint.

B. Stickstofffreie Glykoside. Von diesen giebt es eine große, je auf einzelne Pflanzenarten oder Gattungen beschränkte Anzahl, die meist in Rinden und Wurzeln auftreten; so das Salicin oder Weidenbitter in den Weidenrinden, das Populin in den Pappelrinden, das Phloridzin in der Rinde der Obstbäume, das Asculin in der Kastanienrinde, das Fraginin in der Eschenrinde, das Glycyrrhizin in der Süßholzwurzel, das Enzianbitter in der Enzianwurzel, das Digitalin als der giftige Bestandteil von Digitalis, etc. Coniferin ist ein im Cambium und Holze der Nadelbäume und auch bei anderen Pflanzen aufgefundenes Glykosid, welches durch Einwirkung von Fermenten in Zucker und Coniferylalkohol sich spaltet; aus letzterem hat man durch Oxydation das Aldehyd Vanillin, den aromatischen Bestandteil der Vanille künstlich darstellen können. Hierher gehört auch das Lupinin, der bittere Stoff der Lupinen.

#### IV. Die Bitterstoffe oder bitteren Extraktivstoffe.

Hierzu rechnen wir alle übrigen bitteren Stoffe, welche nicht wie die vorigen durch Spaltung Zucker liefern. Chemisch sind sie noch wenig bekannt, physiologisch so gut wie gar nicht. Die wichtigeren sind das Hopfenbitter oder Lupulin in den Drüsen der Hopfentäglchen, das Wermutbitter oder Absynthiin, das Aloebitter oder Aloin, das Quassienbitter etc.

#### V. Die organischen oder vegetabilischen Säuren.

Dies sind Verbindungen von Kohlen-, Wasser- und Sauerstoff, welche im Wasser löslich sind und den Charakter von Säuren haben. Sie sind allgemein in den Pflanzen zu finden, teils mit mineralischen Basen zu neutralen oder sauren Salzen verbunden, teils im freien Zustande, weshalb die meisten Pflanzensäften sauer reagieren, manche sogar stark sauer schmecken. Die Zahl der Pflanzensäuren ist eine sehr große; zu den weiter verbreiteten gehören folgende:

1. Klee- oder Oxalsäure,  $C_2H_2O_4$ , jedenfalls die verbreitetste, vielleicht kaum einer Pflanze fehlende Säure, welche bisweilen als saures Kaliumsalz in den Zellsäften gelöst, am häufigsten aber als Kalzoxalat in Form von Krystallen auftritt (Fig. 45). Die letzteren finden sich im Zellinhalte, bald in Form von Nadeln, die bündelweis beisammen liegen (Naphiden), bald in Form von Tetraedern, Octaedern etc., vielfach in unregelmäßigen drüsenförmigen Aggregaten. Auch in Zellmembranen eingelagert oder denselben außen aufgelagert treten kleine Kalzoxalattryskalle auf, besonders bei Pilzen und Flechten. Die Klee- oder Oxalsäure ist hauptsächlich den vegetativen Pflanzenteilen eigen, wie Blättern, Stengeln, Baumrinden, Wurzeln. Der Sauerklee (*Oxalis*), Sauerampfer und andere saure Pflanzen verdanken ihren Geschmack dieser Säure. Die erwähnten im Zellinhalte auftretenden Krystalle sind sehr reichlich in den parenchymatischen

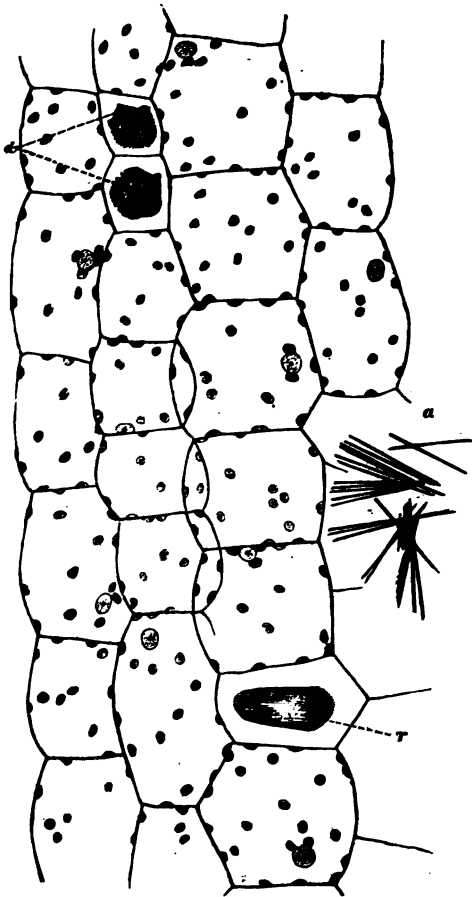


Fig. 45.

Rafinose-Kristalle des Weinstocks.

Auf einem Stück Längsschnitt durch die Rinde sieht man vereinzelt zwischen den mit Chlorophyllkörnern versehenen Rindezellen andere Zellen liegen, welche kein Chlorophyll, aber Kristallbildungen enthalten, halb in Form eines Bündels von Nadeln, Raphiden, wie in r (bei a ist durch Aufschneiden der Zelle das Kristallnadel-Bündel herausgerissen worden), halb in Form von Kristallbrufen, wie bei d.

Gewebe der Blätter, Stengel, Rinden und Wurzeln zu finden bei Kräutern und Bäumen der verschiedensten Pflanzenfamilien; auch in den Reservestoffbehältern mancher Samen kommen sie als Einschlüsse von Meuronkörnern vor.

2. Äpfelsäure,  $C_4H_6O_6$ , teils frei, teils als Kalium- oder Calciumsalz im Saft unreifer Äpfel, Vogelbeeren und der meisten anderen sauren Früchte zusammen mit den nächstfolgenden Säuren, aber auch in grünen Pflanzenteilen, z. B. in den sauren Säften der Succulenten und vielfach andernwärts.

3. Weinsäure oder Weinsäure,  $C_4H_6O_6$ , teils im freien Zustande, teils als neutrales oder saures Kalium- oder Calciumsalz, besonders reichlich im Saft der Trauben und in anderen Teilen des Weinstocks, aber auch in vielen andern sauren Früchten und in geringer Menge auch in Blättern, Wurzeln, Rinden vieler anderer Pflanzen.

4. Citronensäure,  $C_6H_8O_7$ , im freien Zustande reichlich in den Citronen, jedoch auch in anderen sauren Früchten, und als Kalium- oder Calciumsalz in Blättern, Wurzeln, Rinden vieler anderer Pflanzen.

5. Ameisensäure,  $CH_3O_2$ , welche in den Zellen der Brennhaare der Brennnessel und anderer nesselnder Pflanzen in besonders reicher Menge ge-

bildet wird, ist neuerdings in geringen Quantitäten auch in den verschiedensten Theilen zahlreicher Pflanzen nachgewiesen worden.

6. Essigsäure,  $C_2H_4O_2$ , diese durch Oxydation des Alkohols künstlich darstellbare Säure hat man in kleinen Mengen auch in vielen Pflanzen in den verschiedensten Theilen derselben gefunden.

Auf einzelne wenige Pflanzen beschränkte organische Säuren sind z. B. die Baldriansäure,  $C_6H_{10}O_2$ , in den Wurzeln des Baldrians, der Angelica, von *Viburnum opulus* etc., die Bernsteinsäure,  $C_4H_6O_4$ , in geringer Menge im Weinstock, Wermut, Sattich etc., die Fumarsäure,  $C_4H_4O_4$ , besonders in Fumariaceen, wie *Fumaria*, *Corydalis*, die Chelidonsäure,  $C_7H_4O_8$ , in *Chelidonium majus*, die Mesonsäure,  $C_7H_4O_7$ , im Milchsaft des Rohns, die Aconitssäure,  $C_6H_6O_8$ , in *Aconitum* und *Delphinium*, und manche andere.

Die Bedeutung der organischen Säuren für die Pflanze ist keineswegs genügend aufgeklärt; sie ist jedenfalls auch nicht überall dieselbe. Diese Verbindungen sind nicht primäre Assimilationsproducte, sondern, da sie auch vielfach in nicht grünen Organen entstehen, Producte des weiteren Stoffwechsels. Was das Auftreten in den vegetativen Theilen anlangt, so haben im allgemeinen die Blätter den sauersten, die Stengel einen weniger, die Wurzeln einen noch weniger sauren Saft; und bei dicken Stengeln und Blättern ist die grüne Rinde saurer als das weiße Mark. Nun ist aber der Säuregehalt dieser Theile auch einer täglichen periodischen Schwankung unterworfen, dergestalt, daß er in der Nacht größer, am Tage geringer ist; manche Pflanzenteile nehmen daher in der Nacht einen sauren Geschmack an, den sie am Tage wieder verlieren. Zuerst hat man diese Erscheinung an Crassulaceen entdeckt, wo sie allerdings am auffallendsten ist, indem z. B. *Bryophyllum* an sonnigen Augusttagen 11mal weniger Säure enthalten kann als in der Nacht. Aber sie ist eine allgemeine Regel, die auch bei anderen Pflanzen constatirt worden ist. Das Maximum liegt in den ersten Morgenstunden, dann sinkt die Acidität bis zum Abend, wo das Minimum erreicht wird, und steigt während der Nacht stetig. Der Vorgang ist direct vom Lichte abhängig, denn er läßt sich lokal an den Pflanzentheilen durch Verdunkelung einzelner Stellen hervorrufen. Erhöhung der Temperatur beschleunigt die Zersetzung der Säure bedeutend. Die Entsäuerung durch das Licht ist mit einer Abscheidung von Sauerstoff verbunden, denn auch in kohlenstofffreier Luft, wo keine Sauerstoffabsplaltung aus Kohlensäure durch Assimilation stattfinden kann, scheiden die sauren Blätter unter Entsäuerung Sauerstoff aus. Man vermutet daher, daß die Zersetzung der Säure eine Oxydation, hervorgerufen durch die Sauerstoffabscheidung bei der Assimilation, ist, und daß dabei Kohlensäure und Wasser entstehen, die dann aber vom Chlorophyll wie gewöhnlich unter Sauerstoffabscheidung wieder assimilirt werden. Woraus nachts diese Säuren entstehen, ist nicht ermittelt; vermutlich liefert der aus den Assimilationsorganen stammende Zucker das Material, und die Säuren wären dann Producte der unvollständigen Oxydation bei der Atmung. An der

nächtlichen Säurebildung sind als beteiligt Äpfelsäure, auch Ameisen- und Essigsäure erkannt worden.

Auch die Säuren der Früchte sind wahrscheinlich Oxydationsproducte des in die Früchte einwandernden Zuckers. Während der Reifung nimmt mit Zunahme des Zuckergehaltes der Säuregehalt ab. Auch dies beruht vielleicht nicht auf einer Neutralisation der Säure, sondern wiederum darauf, daß die Säure weiter oxydiert wird zu Kohlensäure und Wasser, und daß mit der Reifung allmählich der Stoffwechsel, also die Veratmung des Zuckers zu Säure abnimmt.

Die Oxalsäure in ihrem vielfachen Vorkommen in Form von Kalloxalatkrystallen hat offenbar eine andere Bedeutung. Denn diese Krystalle verschwinden, einmal gebildet, in den meisten Fällen nicht wieder. Man hat daran gedacht, daß hier die Oxalsäure dazu bestimmt ist, den Überschuß von Kalk zu binden, nachdem derselbe die Salpetersäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure in die Pflanze eingeführt hat (S. 147). Wieder eine andere Bedeutung liegt da vor, wo parenchymatische Zellen, die mit Kalloxalatkrystallen gefüllt sind, so gehäuft beisammenliegen, daß sie durch ihre Härte die mechanischen Gewebe ersetzen oder verstärken, z. B. bei manchen Pflanzen unter der Epidermis, bei vielen Stengeln und Zweigen in der Nachbarschaft der Bastfasergruppen, oft auch im Blütenboden.

Eine Bedeutung der Säuren für die Pflanze könnte man auch noch in dem Umstande finden, daß durch sie die Zurgescenz der Zellen erhöht wird (S. 16), und daß durch ihre Gegenwart die Umbildung der Stärke in Zucker durch Fermente beschleunigt wird (S. 177).

Die Gerbsäuren oder Gerbstoffe sind eine wegen ihrer allgemeinen Verbreitung im Pflanzenreiche wichtige Gruppe von Stoffen, die aus Kohlen-, Wasser- und Sauerstoff bestehen, in Wasser und in Alkohol löslich, nicht krystallisierbar, geruchlos, aber durch ihren adstringierenden Geschmack ausgezeichnet sind und die Eigenschaft besitzen, tierische Haut zu gerben, d. h. in Leder zu verwandeln. Sie haben den Character schwacher Säuren und werden namentlich durch die Bildung dunkelgrüner oder schwarzblauer Niederschläge, die sie mit Eisenoxydsalzen geben (Tinte), erkannt und unterschieden. Zu den eisenbläuenden gehören besonders die Galläpfelgerbsäure, Gallusgerbsäure oder Tannin in den verschiedenen Gallen der Eiche, und die Eichen-gerbsäure in der normalen Eichenrinde, zu den eisengrünenden diejenigen der Weiden-, Ulmen-, Erlenrinde, die Catechugerbäure im Catechu, die Kaffeegerbsäure in Blättern und Samen des Kaffeebaumes, die Chinagerbsäure in den Chinarinden etc. Die Bedeutung der Gerbstoffe in der Pflanze ist noch ganz unbekannt. Auffallend ist der große Reichthum der Baumrinden daran, doch kommt Gerbstoff auch vielfach im Assimilationsgewebe der grünen Blätter, in Wurzeln etc. vor. Alle solche Teile sind durch herben Geschmack ausgezeichnet und dadurch, daß ihre Schnittflächen und ihre Säfte an der Luft schnell dunkel, meist braun werden, weil die Gerbstoffe sich an der Luft zu braunen oder rotbraunen Verbindungen oxydieren. In den Keimlingen der Samen ist meist

noch kein Gerbstoff vorhanden, erst mit dem weiteren Wachstum des Keimpflänzchens erscheint er. Ein teilweises Wiederverschwinden einmal gebildeten Gerbstoffes scheint stattzufinden. Denn an einigen Pflanzen, wie *Vicia Faba*, *Acer*, *Fraxinus*, findet er sich in den jungen wachsenden Teilen des Stengels und der Wurzel in allen Zellen, mit zunehmender Ausbildung der Gewebe aber verschwindet er wieder, jedoch bleiben gewisse Zellen oder Gewebe dauernd mit Gerbstoff erfüllt; so eben namentlich die Rinde, besonders die jüngsten Schichten des Phloëms bei den Holzpflanzen; nicht selten finden sich hier auch einzelne mit Gerbstoff dauernd erfüllt bleibende Absonderungszellen, in denen derselbe gewöhnlich mit rotem Farbstoff vermischt enthalten ist.

### VI. Die Fette und fetten Öle

sind aus Kohlen-, Wasser- und Sauerstoff zusammengesetzte, bei gewöhnlicher Temperatur bald flüssige, bald weiche, bald feste, aber mit Wasser sich nicht mischende, sondern auf demselben schwimmende, ohne Zersetzung nicht flüchtige Körper, welche als salzartige Verbindungen aufgefaßt werden müssen, indem man sie zerlegen kann in Glycerin und eine Säure aus der Reihe der sogenannten fetten Säuren. Je nach der letzteren giebt es daher eine ganze Anzahl verschiedener Fette. Die bei gewöhnlicher Temperatur flüssigen eigentlichen Öle bestehen hauptsächlich aus Ölen, d. h. aus einem Fett, dessen fette Säure Ölsäure ist. Die meisten Fette der Ölrüchte gehören hierher, wie Rapsöl, Leinöl, Hanföl, Mohnöl, Sonnenblumenöl, Olivenöl 2c. Die bei gewöhnlicher Temperatur halbfesten Fette sind teils Palmitine, teils Stearine, d. h. solche, in denen Palmitin- beziehentlich Stearinsäure mit Glycerin verbunden sind. Dahin gehören die verschiedenen Palmenfette, die Cacao butter, Muskatbutter 2c. Übrigens sind die in den Pflanzen auftretenden Fette meist immer Gemenge verschiedener Fettarten, und ihr größerer oder geringerer Flüssigkeitsgrad hängt von den Mengenverhältnissen ab, in denen die verschiedenen Fettarten gemengt sind. Die Fette sind immer Producte des Zellinhaltes; in Form kleiner Tröpfchen treten sie wie eine Emulsion im Protoplasma auf oder sind mit dem letzteren optisch nicht different gemengt. Kleine Quantitäten Fettes enthält das Protoplasma vielleicht in allen Pflanzenzellen. Aber in ansehnlichen Mengen bildet sich Fett nur in solchen Zellen, in denen es die Bedeutung eines Reservestoffes hat (S. 159), also vor allem in ölreichen Samen und in den Rindezellen der Bäume im Winter. Es enthalten z. B. Hanfsamen 30, Leinsamen 35, Mohnsamen 45, Rapsamen 50, Wallnüsse sogar 55 pCt. Öl. In diesen Organen entsteht das Fett aus Glykose, welche von den Assimilationsorganen aus dorthin geleitet wird. Bei der Keimung der ölhaltigen Samen und während des Austreibens der Knospen der Bäume verschwindet das Öl wieder aus seinen Aufspeicherungsorten, weil es für die Bildung der neuen Pflanzenteile, besonders zur Herstellung der Zellmembranen derselben verwendet wird; es wandelt sich dabei wahrscheinlich meistens wieder

in Glykose zurück, doch erscheinen dabei oft vorübergehend auch Stärkemehlkörner in den Zellen, in denen das Öl im Verschwinden begriffen ist. Wahrscheinlich wird aber gleichzeitig auch ein Teil des Fettes durch die Atmung (s. unten) zerstört.

Wachs ist ein bei gewöhnlicher Temperatur wirklich festes Fett. Auch in seiner Bildungsweise weicht es ab. Es entsteht nämlich in der Cuticula (S. 174) der Epidermis der oberirdischen Teile und schmilzt bei manchen Pflanzen als Secret (S. 167) aus derselben aus in Form eines sehr dünnen weißlichen Duftes, den man leicht abwischen kann, z. B. auf den grünen Teilen des Kohls, Rohns, der Erbsen, sowie auf den Pflaumen, Weinbeeren und vielen anderen unbehaarten Pflanzenteilen. In größeren Mengen wird es auf den Stämmen einiger Palmen ausgeschieden.

### VII. Die ätherischen oder flüchtigen Öle.

Dies sind ebenfalls öartige Körper, die aber durch Flüchtigkeit und daher durch Geruch sich auszeichnen und welche die mannichfaltigen Wohlgerüche und den gewürzhafte Geschmack der Pflanzen bedingen. Es sind meist überaus kohlenstoffreiche Verbindungen, welche sämtlich als Endproducte des Stoffwechsels, meist als Secrete auftreten. Nach ihrer chemischen Constitution unterscheiden wir folgende riechenden Öle:

1. Sauerstofffreie ätherische Öle oder Kohlenwasserstoffe. Das wichtigste ist das Terpentinöl,  $C_{10}H_{16}$ , welches unter den Coniferen verbreitet ist und welches wir oben als ein Secret (S. 168) kennen gelernt haben, welches in besonderen Interzellularkanälen enthalten ist, die durch die Rinde und die Blätter bisweilen auch durch das Holz verlaufen und bei Verletzung des Pflanzenteiles ihren Inhalt über die Wunde ergießen, wo er als eine conservierende Wundbedeckung fungiert. Nach größeren Verwundungen oder in der Nähe absterbender Teile der Nadelbäume entstehen aber erst in Folge der Verletzung noch größere Mengen Terpentinöl, zum Schutze der angrenzenden zurückbleibenden lebenden Organe. Hierbei erscheint das Öl zum Teil im Innern der Holzzellen und sogar die Membranen derselben durchtränkend (sogenanntes Rindenholz), außerdem aber entsteht es auch durch Auflösung eines in der Nähe der Wundstelle sich bildenden abnormen Holzparenchyms in analoger Weise, wie wir es vom Gummi der Amygdalaceen kennen gelernt haben (S. 180). Hierbei werden oft sehr große Quantitäten gebildet, die aus dem Stamme ausfließen. Es ist nicht bekannt, aus welchem Stoffe dieses Öl direct erzeugt wird; die Membranen der dabei verschwindenden Holzparenchymzellen werden dazu mit verwendet, aber jedenfalls werden auch aus den Assimilationsorganen zugeleitete Kohlenhydrate direct dazu gebraucht; diese Verbindungen müssen also unter Reduction sich in den Kohlenwasserstoff umwandeln.

2. Sauerstoffhaltige ätherische Öle. Hierher gehören namentlich die den Wohlgeruch von Blüten und Früchten bedingenden Riechstoffe, von

denen meist jede Pflanze ihren besonderen hat, wie z. B. Rosenöl, Citronenöl, Rosmarinöl, Lavendelöl, Pfeffermünzöl, Orangenblütenöl, Kelfenöl, Zimmtöl, Fenchelöl, Kümmelöl, Kamillenöl zc. Einige haben feste Consistenz, die sogenannten Kampferarten, wie der Japankampfer von *Laurus camphora* und der Borneokampfer von *Dryobalanops camphora*; dazu gehört auch das Cumarin, welches in den Lontabohnen und in den grünen und unterirdischen Theilen vom Ruchgras (*Anthoxanthum odoratum*), von *Melilotus*, *Asperula odorata* zc. vorkommt. Die Bildungsweise aller dieser und anderer ätherischer Öle ist keine gleichartige; viele Öle und die Kampferarten finden sich im Inhalte der Zellen der riechenden Pflanzentheile, manche sind aber wirkliche Secrete, welche bald in Interzellularkanälen, bald in Drüsenhaaren, bald in den eigenthümlichen Leimgotten der Knospenblätter sich bilden (S. 167).

3. Schwefelhaltige ätherische Öle. Von diesen findet sich fertig in der Pflanze gebildet das Knoblauchöl oder Schwefelallyl,  $C_6H_{10}S$ , welches in den *Allium*-Arten und in manchen Coniferen sich findet. Auch gehört hierher das Senföl oder Schwefelcyanallyl,  $C_4H_8NS$ , welches jedoch nicht fertig gebildet vorkommt, sondern ein Spaltungsproduct eines in den Senffamen enthaltenen Glykosides ist (S. 182).

### VIII. Die Harze.

Wir verstehen darunter eine Gattung von Pflanzenstoffen, welche den ätherischen Ölen nahe verwandt sind, als deren Drydationsproducte manche zu gelten haben; sie sind wie diese in Alkohol und Ölen löslich, aber nicht flüchtig. Auch in ihrer Bildungsweise und ihrer physiologischen Bedeutung zeigen sie die größte Analogie mit den ätherischen Ölen, indem sie sämmtlich als Secrete auftreten, die in der Regel an jeder verwundeten Stelle reichlich hervorfleßen und als conservirender Wundbalsam der Pflanze nützen. So hat z. B. das Fichtenharz das gleiche Vorkommen wie das Terpentinöl, dessen Drydationsproduct es ist; in der Pflanze ist es daher immer mit Terpentinöl gemengt; dieses Gemenge, in der es die Pflanze liefert, heißt Terpentin; in reinem, von Öl befreiten Zustande stellt es das Kolophonium dar. Andere namentlich von tropischen Bäumen erzeugte Harze oder Gemenge von Harz mit Öl sind Mastix, Copal, Dammarharz, Guajaharz, Gummilack, Elemiharz, Copaivabalsam, Perubalsam, Tolu balsam, Storax, Benzoe, Drachenblut zc. Über die Bildungsweise dieser Körper ist bis jetzt wenig bekannt. Unter Gummi- oder Schleimharzen versteht man Gemenge eines Harzes oder ätherischen Öles mit Gummi; dieselben treten in vielen Pflanzen in ähnlicher Weise wie sonst die Öle oder Harze, d. h. namentlich in Interzellularkanälen auf, aus denen sie nach Verwundungen ebenfalls ausfließen. Weihrauch, Myrrha, Sand, Gummigutti, Euphorbienharz, Ammoniakgummi und andere Secrete ausländischer Pflanzen gehören hierher.



Das Kautschuk oder Federharz (*gummi elasticum*) ist eine den Harzen verwandte, aber nur aus Kohlen- und Wasserstoff bestehende Verbindung. Es ist in den Milchsäften (S. 169) der Pflanzen derjenige Bestandteil, welcher die milchige Trübung dieser Secrete bedingt, indem er darin in Form sehr kleiner Kügelchen suspendiert ist. Wenn die Milchsäfte eintrocknen, so vereinigen sich die Kautschukkügelchen zu der bekannten elastischen Substanz, die in den Gewerben vielfache Anwendung findet. Die größten Massen von Kautschuk liefern zahlreiche in den Tropen einheimische milchsaftführende Bäume. Über die Entstehung des Kautschuk in den Milchsäften ist nichts näheres bekannt.

### IX. Die Pflanzenbasen oder Alkaloide,

Verbindungen von Kohlen-, Wasser-, Sauer- und Stickstoff, welche den Charakter von Alkalien tragen und durch einen meist sehr bitteren Geschmack und vor allem durch heftige Giftwirkung auf den tierischen Organismus sich auszeichnen. In jeder Giftpflanze finden sich als wirksames Princip ein oder mehrere Alkaloide. Diese Körper sind aber, da es ja nur wenige Giftpflanzen giebt, von beschränktem Vorkommen im Pflanzenreiche, und überdies pflegt jede Giftpflanze ihr eigenes Alkaloid zu bilden. Über die Entstehung dieser Körper wissen wir so gut wie nichts. Ihre Bedeutung für das Pflanzenleben ist vielleicht keine gleichartige. Viele sind in allen vegetativen Theilen der betreffenden Pflanze vorhanden, und der Gedanke liegt nahe, daß sie wegen ihrer heftigen Wirkung auf den animalischen Organismus der Pflanze gegen ihre tierischen Feinde ein Schutzmittel gewähren, welches bei jedem Angriffsversuche freßbegieriger Thiere in Wirkung tritt. Denn es ist auffallend, daß gerade die bei Verwundungen hervorschießenden Milchsäfte solche Alkaloide enthalten; so finden wir z. B. die Alkaloide Morphinum, Codein, Thebain, Papaverin, Narcotin und Narcein im Opium, dem Milchsaft des Mohns; überhaupt sind die meisten Milchsäfte der Pflanzen giftig. Die Alkaloide vieler anderer Gewächse sind zwar nicht in Milchsäften, aber im Saft aller Theile, manche sogar im Samen der Pflanze enthalten; so z. B. die bitteren Alkaloide der Chinabäume, das Chinin, Cinchonin, Chinidin und Cinchonidin, vorwiegend in der Rinde, das Atropin in Kraut und Früchten der Tollkirsche, das Daturin und Hyoscyamin in allen Theilen des Stechapfels und Bilsentkrautes, das Colchicin in den ober- und unterirdischen Organen der Herbstzeitlose, an gleichen Stellen das Veratrin bei Veratrum, das Aconitin bei Aconitum, das Strychnin und Brucin in den Früchten von Strychnos, das Caffein oder Thein in den verschiedensten Theilen des Kaffee- und Theestrauches 2c.

### X. Die Eiweißstoffe oder Proteinstoffe.

Neben den Kohlenhydraten sind dies die wichtigsten und verbreitetsten Pflanzenstoffe, für die Pflanze ebenso unentbehrlich wie für den Tierkörper. Denn die Eiweißstoffe sind das Baumaterial des Protoplasmas, welches ja

der eigentliche Träger aller Lebenserscheinungen der Zelle ist (S. 4). Daher giebt es keinen Pflanzenteil ohne Eiweißstoffe. Freilich ist der Gehalt daran ein sehr verschiedener; es hängt damit die ungleiche Nahrhaftigkeit verschiedener Pflanzenteile für den tierischen Organismus zusammen, denn der tierische Körper entlehnt seine Eiweißstoffe hauptsächlich aus denen der Pflanzenwelt. Es beträgt z. B. der Gehalt an Protein in Lupinensamen 38,1, in Wickenamen 26,4, in Erbsensamen 22,6, in Weizenkörnern 13,0, in Roggenkörnern 11,0, in Haferkörnern 10,4, in Maiskörnern 10,1, in Gerstenkörnern 10,0, im Erbsenstroh 6,5, im Roggenstroh 3,0, in Kartoffelknollen 2,1, in Zuckerrüben 1,0 etc. Chemisch sind die Eiweißstoffe als stickstoff- und schwefel-, zum Teil auch phosphorhaltige, nicht flüchtige, indifferente Verbindungen charakterisiert, deren chemische Constitution aber sehr compliciert und noch ungenau bekannt ist. Um die Eiweißstoffe als solche mikroskopisch in der Pflanze zu erkennen, giebt es folgende Reactionen: Iodlösung färbt dieselben intensiv gelbbraun; in verdünnten Farbstofflösungen nehmen die Eiweißstoffe eine tiefe Färbung an, weil sie, allerdings erst nachdem das Protoplasma getötet ist, begierig Farbstoffe absorbieren; die ziegelrote Färbung, welche Millons Reagens hervorbringt, ist nicht allgemein zutreffend. Die Chemie unterscheidet folgende, im Großen darstellbare Arten von Eiweißstoffen. Wenn man dieselben zunächst danach einteilt, ob sie für den tierischen Organismus verdaulich, d. h. schon an und für sich in Wasser löslich oder durch Pepsin auflösbar oder ob sie unverdaulich, also nicht löslich sind, so gehört zu der ersteren Kategorie die Mehrzahl der Proteinkörper. Die verdaulichen Eiweißstoffe zerfallen wieder in folgende Verbindungen: 1) Pflanzeneiweiß oder Albumin, in reinem Wasser löslich, aber beim Erhitzen oder Ansäuern in Flocken aus der Lösung sich abscheidend, findet sich in allen Pflanzenteilen und ist durch Wasser aus denselben ausziehbar. 2) Kleberproteinstoffe. Wir verstehen darunter mehrere verschiedene Verbindungen, welche mit einander gemengt dasjenige darstellen, was man den Kleber nennt. Dieser findet sich vorzugsweise in den Getreidekörnern, wo er als Reservestoff (S. 157) zusammen mit Stärkekörnern die Endospermzellen erfüllt. In Wasser ist er zwar unlöslich, aber er bildet damit eine zähe knetbare Masse; in Alkohol und in angesäuertem oder alkalischem Wasser sind die eigentlichen Kleberstoffe löslich. Man kann den Kleber in folgende Proteinstoffe trennen: zunächst enthält er einen in Alkohol unlöslichen Körper, das Gluten-Casein, welches zur dritten Gruppe gehört; in der alkoholigen Lösung befinden sich: das Glutensfibrin oder Pflanzenfibrin, das beim Erkalten der alkoholigen Lösung ausfällt, und zwei hierbei gelöst bleibende Verbindungen: Gliadin oder Pflanzenleim und Mucedin, die sehr ähnlich und schwer trennbar sind. 3) Pflanzencaseine oder Käsestoffe, in Wasser und Alkohol unlöslich, aber durch verdünnte Kalilauge oder Lösungen phosphorsaurer Salze auflösbar und aus der Lösung durch Säuren in käsigen Flocken abscheidbar. Sie enthalten außer Schwefel auch Phosphorsäure. In größter Menge finden

sich dieselben in den Samen, wo sie die Hauptmasse der als Reservestoffe auftretenden Aleuronkörner ausmachen (S. 157). Auch von ihnen unterscheidet man mehrere Arten, z. B. das Gluten-Casein in den Getreidekörnern, das Legumin in den Samen der Leguminosen etc. Die Caseine lösen sich zum Teil in Kochsalzlösungen auf, und manche lassen sich daraus in Form von Kristallen ausscheiden; solche künstliche Eiweißkristalle hat man aus Kürbissamen und anderen Ölsamen, auch aus Wickenamen gewonnen; andere salzlösliche Caseine kristallisieren nicht, sie zeigen auch andere procentige Zusammensetzung, und es liegen hier also offenbar verschiedenartige Verbindungen vor. Vielleicht gehört hierher auch das natürlich in der Pflanze vorkommende kristallisierte Eiweiß, die Kristalloide (s. unten). Neuerdings hat man auch unverdauliche Eiweißstoffe kennen gelernt, die man Nucleine nennt, weil sie hauptsächlich den Bestandteil der Zellkerne ausmachen, und die sich allgemein verbreitet im Tier- und Pflanzenkörper finden. Sie lassen sich isolieren dadurch, daß man tierische oder pflanzliche Zellen der Verdauung unterwirft oder mit Pepsin behandelt; sie werden durch den Magensaft bei Blutwärme nicht verdaut, sind also zur tierischen Ernährung ganz ungeeignet. Nicht bloß in den Zellkernen, sondern auch im Protoplasma selbst muß Nuclein vorhanden sein, denn auch in kernlosen Zellen, z. B. bei Pilzen, tritt es auf. So kommen von 100 Teilen Gesamt-Stickstoff bei Schimmelpilzen 19,86 pCt. auf Amide, Peptone etc., 39,39 pCt. auf gewöhnliche Eiweißstoffe, 40,75 pCt. auf Nuclein; bei der Gefe sind diese Zahlen 10,11, 63,80 und 26,09. Die Nucleine sind auch durch ihren Gehalt an Phosphor neben Schwefel bemerkenswert. Es giebt wahrscheinlich verschiedene Nucleine, besonders hat man zwei Modificationen unterschieden, von denen die eine löslich, die andere unlöslich in Sodälösung ist; mit der letzteren ist vielleicht der Körper, den man als Plastin bezeichnet hat, identisch.

Die Pflanze verwendet die Eiweißstoffe hauptsächlich zum Aufbau des Protoplasmas ihrer Zellen. Vielleicht sind in jedem Protoplasma alle die verschiedenen Eiweißstoffe, die wir eben aufgezählt haben, vertreten. Mikroskopisch lassen sie sich zwar im Protoplasma nicht unterscheiden, aber schon die optische Differenzierung, welche in der feinkörnigen Structur desselben, in seiner Hyaloplasmaschicht (Fig. 1, S. 2) und im Zellkern ausgesprochen ist, deutet auf eine solche complicierte Zusammensetzung. Sicher ist wenigstens bekannt, daß der Zellkern wesentlich aus Nuclein besteht. Protoplasma wird hauptsächlich in denjenigen Teilen gebildet, wo neue Zellen entstehen, also in allen Vegetationspunkten (S. 4 u. 32) und in den jungen Früchten und Samentknospen. Denn gerade in dem jüngsten Zustande ist die Zelle, wie es die Meristemzellen der Vegetationspunkte zeigen, ganz und gar mit Protoplasma erfüllt; mit dem Größerwerden der Zelle scheint sich ihr Plasmagehalt nicht wesentlich zu vermehren, vielmehr bildet sich ein großer Saft Raum in der Zelle und das Protoplasma ist auf eine dünne wandständige Schicht (Primordialschlauch) beschränkt (S. 4). In gewissen Zellen aber entstehen im vorgerückten Alter zu beson-

deren Zwecken neue protoplasmatische Bildungen, zu denen neues Material an Eiweißstoffen gebraucht wird. Dahin gehören folgende verschiedenen Gebilde: 1) die Chromatophoren, d. h. die Grundsubstanz der Farbstoffkörper (S. 198), zu denen wir besonders die Chlorophyllkörner in den grünen Pflanzenteilen (S. 197) rechnen. Diese Gebilde, welche als farblose Körper zurückbleiben, wenn man durch Lösungsmittel den Farbstoff extrahiert, bestehen aus Eiweißstoffen, sie liegen stets im Protoplasma eingebettet und entstehen auch direct aus Protoplasmasubstanz. 2) Die Neuron- oder Proteinkörner, welche das eiweißhaltige Reservematerial der Samen darstellen (S. 157). Sie liegen in dem dann gewöhnlich fetthaltigen Protoplasma und erfüllen zusammen mit diesem die ganze Zelle. In den meisten ölhaltigen Samen sind die Neuronkörner ziemlich groß und enthalten oft noch Einschlüsse anderer Substanz, entweder ein Globoid, ein kugelförmiges, wesentlich aus Magnesiumphosphat bestehendes Gebilde (Fig. 157), oder ein Krystalloid, ein in verschiedenen Krystallformen auftretender aus Eiweißstoffen, wohl hauptsächlich Casein bestehender Einschluss; bisweilen auch Krystalle von Kalkoxalat. Das Endosperm der Getreidekörner enthält nur in einer direct unter der Schale liegenden Zellschicht Proteinkörner, die hier sehr klein und zahlreich sind, in einem ölhaltigen Protoplasma; man hat diese Schicht fälschlich Kleberschicht genannt. Vielmehr ist der eigentliche Kleber, der in den Getreidekörnern auch als Reservestoff gebildet wird, in den übrigen, und zwar stärkeführenden Endospermzellen vorhanden. Krystalloide kommen auch außerhalb der Samen vor; z. B. in einzelnen Zellen unter der Schale der Knollen mancher Kartoffelsorten, auch in den Zellkernen mancher Pflanzen, bisweilen sind auch Chromatophoren als Krystalloide ausgebildet. Alle Neuronkörner und Krystalloide bauen sich aus Protoplasmasubstanz ihrer Zellen auf. 3) Der Inhalt der Siebröhren (S. 163), ein dicker, schleimiger, durch zahlreiche feine Körnchen getrüübter Saft, der wesentlich aus Eiweißstoffen besteht, und wahrscheinlich ebenfalls den Charakter eines Reservestoffes, und zwar für die Thätigkeit der Cambiumschicht hat. 4) Die Bakteroiden in den Wurzelknöllchen der Leguminosen (S. 128). Diese Knöllchen sind auf die genannte Pflanzenfamilie beschränkt, kommen aber hier an allen Species und an jedem Individuum vor. Nur wenn man den Boden sterilisiert, d. h. hoher Temperatur aussetzt, wodurch die Microorganismen getödtet werden, entwickeln sich die Wurzelknöllchen nicht, weil sie infolge einer Infection durch kleine Organismen des Erdbodens entstehen. Die Knöllchen (vgl. Fig. 32) sind ringsum von einer Rorthülle bebedt, also eigener Nahrungsaufnahme von außen unfähig, vielmehr sind es Aufbewahrungsorgane von Eiweißstoffen, denn sie sitzen der Wurzel festlich an, sind mit ihr durch Fibrovasalstränge verbunden und bestehen zum wesentlichen Teile aus einem rundzelligen Parenchym, dessen Zellen dicht erfüllt sind mit einer Unmasse höchst kleiner bakterienähnlicher Körperchen. Letztere hat man wirklich für Pilze gehalten; allein sie sind selbst nicht weiter entwicklungsfähig, sie entstehen vielmehr aus dem Protoplasma der jungen Zellen der

wachsenden Knöllchen und werden später gegen die Periode der Fruchtreifung wieder aufgelöst, also offenbar für den Stickstoffbedarf der Pflanze verwertet. Denn die Wurzelknöllchen verlieren in dieser Zeit ihren Inhalt, werden weich und schrumpfen ein; sie werden also während der Vegetationsperiode von der Pflanze ernährt und mit Reservematerial ausgestattet, geben dasselbe aber später wieder an die Pflanze zurück. Der Name Bakteroiden soll die Ähnlichkeit mit Batterien andeuten; sie bestehen aus Eiweißstoffen und zwar reagieren sie wie die Caseine. Wohl aber sind die Keime des inficierenden Pilzes, mit welchem das Protoplasma der Leguminose in Symbiose lebt, des *Rhizobium* (Fig. 32H), auch in den Bakteroiden eingeschlossen und bleiben zurück, wenn die letzteren in der Pflanze sich auflösen.

Was die Entstehungsweise der Eiweißstoffe in der Pflanze anlangt, so kann es nur zwei Möglichkeiten geben: sie müssen entweder direct aus den unmittelbaren Stickstoffnahrungsmitteln, also aus Salpetersäure, Ammoniak oder freiem Stickstoff (S. 120), oder erst aus Assimilationsproducten dieser Nährstoffe, etwa aus Amididen entstehen. Für die erstere Annahme liegt bis jetzt kein Anhalt vor. Denn über die Assimilation des elementaren Stickstoffs wissen wir noch gar nichts näheres. Und in denjenigen Pflanzen, welche reichlich Nitrat als Nahrung aufnehmen, sehen wir dasselbe zwar in alle parenchymatischen Gewebe der erwachsenen Organe, aber gerade bis in die Vegetationspunkte, wo Eiweiß reichlich gebildet wird, nicht sich verbreiten. Dagegen ist eine Bildung von Eiweiß aus Amididen (S. 197), also aus anderen organischen Stickstoffverbindungen in der Pflanze sicher erwiesen. Es läßt sich nämlich bei der Reimung der Samen constatieren, daß die darin als Reservematerial aufgespeicherten Eiweißstoffe zunächst in Amide sich umwandeln, und daß die letzteren vornehmlich die Form sind, in welcher das stickstoffhaltige Material in die Keimpflanze einwandert. So enthalten z. B. die ungekeimten Samen der gelben Lupinen 9,46 pSt. Stickstoff; davon kommen 8,15 auf Eiweißstoffe, 1,31 auf andere Stickstoffverbindungen. Läßt man die Samen im Dunkeln und bei Ausschluß von Stickstoffnahrung keimen, so findet sich nach 13 Tagen, daß 3,86 pSt. Stickstoff in Form von Amididen, die vorher ganz fehlten, vorhanden sind, und daß die Eiweißstoffe sich entsprechend vermindert haben. In der Keimpflanze aber regenerieren sich nun aus diesem als Translocationsmaterial fungierenden Amididen wieder die Eiweißstoffe, die ja zum Aufbau der Keimpflanze gebraucht werden. Um nun aus Amididen wieder Eiweißstoffe zu bilden, müssen notwendig stickstofffreie Verbindungen eintreten. Damit hängt wahrscheinlich die Thatsache zusammen, daß in den Keimpflanzen die Amide sich anhäufen, wenn es denselben an dem zu jener Umwandlung erforderlichen stickstofffreien Material gebricht. Es ist nämlich bekannt, daß, wenn die Keimpflanzen von Leguminosen im Dunkeln wachsen, ungewöhnlich viel Amid in ihnen erzeugt wird; im Dunkeln ist aber eben die Kohlenstoffassimilation, also die Zufuhr stickstofffreien Materials, ausgeschlossen. Die gleiche Anhäufung von Amididen

in diesen Keimpflanzen hat man nun auch im Lichte in kohlenstofffreier Luft beobachtet, was also eine Bestätigung jener Auffassung sein würde. Das allmähliche Wiederverschwinden oder Abnehmen der Amide in der jungen Pflanze nach der Keimung, wie es unter normalen Verhältnissen eintritt, erklärt sich also aus der Umwandlung der Amide in Eiweißstoffe unter Aufnahme der hier reichlich sich bildenden Kohlenhydrate. Ebenso ist es nun auch wahrscheinlich, daß diejenigen Eiweißstoffe, welche die Pflanze beim weiteren Wachsen aus der von ihr aufgenommenen Stickstoffnahrung erzeugt, nicht unmittelbar aus dieser, sondern erst nach dem Übergang derselben in Amide entstehen. Wenn man nämlich Keimpflanzen in stickstofffreiem Boden solange wachsen läßt, bis ihre Reservestoffe verbraucht sind, und auch alles Amid aus ihnen verschwunden ist, und man dann ihren Wurzeln Nitrat zur Aufnahme bietet, so läßt sich bald darauf wieder Amid in den Pflanzen nachweisen.

Das Schicksal der Eiweißstoffe in der Pflanze ist also überall da, wo dieselben als Reservematerial fungieren, das, daß sie zu gewisser Zeit wieder aufgelöst und forttransportiert werden zur Ernährung neu entstehender Organe. So also bei den Proteinkörnern und dem Kleber der Samen, bei dem Inhalt der Siebröhren (S. 163), bei den Bacteroiden der Leguminosen-Wurzelknöllchen. Bei dieser Auswanderung gehen die Eiweißstoffe, wie wir eben gesehen haben, in Amide über. Da sie aber auch Schwefel in organischer Verbindung enthalten, so muß auch dieser hierbei wieder in eine andere Verbindung übergeführt werden; und zwar ist dies Schwefelsäure, denn in Keimpflanzen von Lupinen, Wicken und Kürbis hat man constatirt, daß der Schwefelsäuregehalt um so mehr zunimmt, je mehr die Menge der gebildeten Amide steigt. Diejenigen Eiweißstoffe aber, welche zum Aufbau des Protoplasmas der Zellen der vegetativen Organe dienen, verbleiben hier meist bis zum Tode. Indessen geben doch auch von diesen Zellen manche ihren Protoplasma Gehalt ganz oder teilweise vor dem Tode ab, um ihn anderen Pflanzenteilen nutzbar zu machen. So verschwinden z. B. aus den Zellen solcher Stengelmarkte, die später einschrumpfen oder im Alter aus lufthaltigen Zellen bestehen, Protoplasma und Zellkern völlig. Auch wenn die Blätter der Bäume vor dem Abfallen im Herbst und die grünen Teile der Kräuter, des Getreides zc. mit Eintritt der Samenreife gelb werden, bemerken wir, daß der größte Teil des Protoplasmas nebst den Farbstoffkörpern der Chlorophyllkörner in den chlorophyllhaltigen Zellen verschwinden und in die Pflanze zurückkehren, beziehentlich mit zur Ausbildung der Samen disponibel gemacht werden. Wenn die Pflanze sich im Kohlenstoffhunger befindet, so scheint das mangelnde stickstofffreie Material einem Teil der Eiweißstoffe entlehnt zu werden, wobei letztere wahrscheinlich in Amide, welche zurückbleiben, und in stickstofffreie Verbindungen sich spalten. Bei Lupinen und anderen Leguminosen ist nämlich im ruhenden Samen das stickstofffreie Material gering gegenüber den Eiweißstoffen, während es beim Keimen reichlicher gebildet, also doch wohl von den letzteren entlehnt wird. Auch verarbeiten Pilze, wenn man

ihnen keine stickstofffreien Substanzen, sondern nur Eiweißstoffe bietet, die letzteren reichlich, dagegen nur in geringem Grade, wenn zugleich Zucker geboten ist. Pilzfäden, denen die Zufuhr weiterer organischer Nahrung abgeschnitten wird, wachsen dennoch weiter, bilden also Cellulose, aber dies geschieht unter Schwinden eines Teiles ihres Protoplasmas.

### XI. Die Fermente.

Man versteht darunter bekanntlich solche Stoffe, welche die Fähigkeit besitzen, schon wenn sie in geringer Menge vorhanden sind, gewisse andere chemische Verbindungen in einfachere Producte zu zerlegen, ohne dabei sich selbst zu verändern. Es giebt einige Stoffumsetzungen in der Pflanze, welche sicher durch Einwirkung eines spezifischen Fermentes hervorgerufen werden. Soweit bekannt, sind diese Fermente, die nur in geringer Menge vorkommen, stickstoffhaltige, den Eiweißstoffen nahe verwandte Verbindungen. Die Vermutung, daß bei diesen Fermenten etwa Bakterien in der Pflanze beteiligt sein möchten, hat sich bis jetzt nicht bestätigt. Wir unterscheiden:

1. Die Diastase, das stärkeumbildende Ferment, welches überall da in der Pflanze vorkommt, wo Stärkemehlkörner zu gewisser Zeit sich auflösen, also vorzüglich in den stärkehaltigen Samen, wo es während der Keimung entsteht; auch in den keimenden Kartoffeln, in Rüben, in den Baumnospnen ist es nachgewiesen. Auch wenn man die aus der Pflanze dargestellte Diastase mit Stärkelleister zusammenbringt, übt sie ihre Wirkung aus. Das Stärkemehl wird dabei in Zucker und Dextrin unter Wasseraufnahme gespalten. Die Wirkung ist sehr von der Temperatur abhängig; die Zahlen, welche die Größe der Wirkung bezeichnen, sind bei 0° 7, bei 10° 20, bei 20° 38, bei 30° 60 und bei 40° 98. Auch Anwesenheit von Kohlensäure, sowie höherer Druck wirken beschleunigend. Dagegen wird durch Vorhandensein von Zucker, wenigstens bei höherer Concentration, die Wirkung etwas schwächer.

2. Das Pepsin, dasjenige Ferment, welches Eiweißstoffe in lösliche Verbindungen, sogenannte Peptone, umwandelt, im tierischen Körper bekanntlich die wichtigste Rolle bei der Verdauung der Eiweißstoffe spielt. Auch in einigen Pflanzensäften ist es nachgewiesen, besonders in den Secreten der insektenfressenden Pflanzen (S. 141), wo dadurch die Weichteile der gefangenen Insecten verbaut werden. Auch der Milchsaf von *Ficus carica* hat mehrere fermentative Eigenschaften, welche bei Milchsäften anderer Pflanzen vermist werden; er bringt Milch zum Coagulieren, wirkt auf Stärke diastatisch und peptonisiert Eiweißstoffe, z. B. Fleischafer.

3. Das Emulsin in den Mandeln, welches Amygdalin und andere Glykoside (S. 182) zu spalten vermag in Zucker und ätherische Öle.

4. Das Myrosin in den Senfkamen, durch welches das Glykosid Myrosin säure (S. 182) in Zucker und Senföl gespalten wird.

## XII. Die Amide.

Dies sind stickstoffhaltige, lösliche und krystallisierende Verbindungen, die chemisch als Derivate von Säuren, in welche die Amidgruppe  $\text{N H}_2$  eingetreten ist, zu betrachten sind. Bei den Eiweißstoffen ist bereits davon die Rede gewesen, daß die Amide als Umsetzungs- und Wanderungstoffe bei der Auflösung und Neubildung der Eiweißstoffe fungieren. Wir finden sie daher in den Wurzeln, Stengeln und Blättern; auch in den reisenden Früchten häufen sie sich an, um hier später in Eiweißstoffe sich umzuwandeln. In größter Menge treten sie in jungen austreibenden Organen auf, wie in den Trieben des Spargels, der Kartoffeln, in jungen Baumtrieben zc., und hier wiederum am meisten im Dunkeln, wo die Rückbildung in Eiweißstoffe gehemmt ist. In allen diesen Teilen finden sie sich in den Parenchymzellen des Markes und der Rinde, wo sie in den Zellsäften derselben aufgelöst vorkommen. Es sind schon eine ganze Anzahl Amide in Pflanzen nachgewiesen, von denen meist mehrere zusammen, jedoch in wechselnden Mengen auftreten, so daß sie sich in ihrer Rolle wahrscheinlich gegenseitig vertreten.

1. Asparagin, ( $\text{C}_4 \text{H}_8 \text{N}_2 \text{O}_3$ ), das Amid der Asparaginsäure, jedenfalls das verbreitetste Amid im Pflanzenreiche, besonders reichlich in Spargeltrieben, Lupinentkeimpflanzen und vielen anderen Gewächsen.

2. Leucin, als ein Product der Spaltung tierischer Eiweißkörper bekannt, findet sich neben Asparagin z. B. in Widenteimlingen und Kartoffelknollen.

3. Tyrosin, ist in Begleitung des Leucins in verschiedenen Pflanzen gefunden worden.

4. Glutamin, in Rüben, Kürbispflanzen zc. in größerer Menge als das gleichzeitig auftretende Asparagin.

5. Betain, ebenfalls in den Rüben, gegenüber dem Asparagin vorkommend.

6. Allantoin, der in der Allantoisflüssigkeit und im Harn der Kinder auftretende Stoff, findet sich neben Asparagin in jungen Sprossen und jungen Blättern verschiedener Holzpflanzen, wie Betula, Aesculus, Platanus.

7. Hypoxanthin, Xanthin, Guanin sind in jungen Kartoffelknollen, Zuckerrüben, Lupinen- und Kürbiskeimlingen zc. nachgewiesen worden. Auch Cholesterin hat man in Lupinensamen und in zunehmender Menge in den Lupinentkeimpflanzen gefunden.

## XIII. Die Farbstoffe.

Darunter versteht man im weitesten Sinne alle farbigen Substanzen der Pflanze, deren chemische Natur aber sehr mannigfaltig, jedoch ungenau bekannt ist. Die wichtigsten sind:

1. Das Chlorophyll oder Blattgrün, welches die den Pflanzen eigene grüne Farbe bedingt und wie wir oben gesehen haben, bei der Assimilation der Kohlensäure eine unentbehrliche Rolle spielt. Dieser Farbstoff ist



überall an das Protoplasma gebunden, meist an differente aus Protoplasma bestehende Körper, die sogenannten Farbstoffkörper, Chromoplasten oder Chromatophoren; bei den allermeisten Pflanzen haben dieselben die Gestalt linsenförmig abgeplatteter runder Körner, die man Chlorophyllkörner nennt (vgl. Fig. 30). In den Meristemzellen der jungen Pflanzenteile ist noch kein Chlorophyll enthalten, es entsteht immer erst in einem gewissen Alter der Zelle und dann gewöhnlich so, daß zuerst die farblosen Chromoplasten sichtbar werden und nach und nach ergrünen. Es kommt wohl auch vor, daß Chromoplasten dauernd farblos bleiben, man nennt sie in diesem Zustande Leukoplasten. Der grüne Farbstoff entsteht also direct in diesen Körpern und scheint in der Substanz derselben wie eine Lösung imbibiert zu sein; er läßt sich ihnen auch durch Lösungsmittel, wie Alkohol, Äther, Benzin, ätherische Öle etc. entziehen; diese Flüssigkeiten nehmen das Chlorophyll in Lösung auf, die Chlorophyllkörner so extrahierter Pflanzen erscheinen dann farblos. Eine solche Chlorophylllösung sieht grün aus, sie hat die Eigenschaft, im auffallenden Lichte rot zu fluorescieren; auch absorbiert sie von dem durchgehenden Lichte gewisse Strahlen. Aus dem letzteren Grunde zeigt das Spectrum einer Chlorophylllösung charakteristische Absorptionsbänder: es verschwinden nämlich schon in mäßig verdünnten Lösungen alle violetten und blauen Strahlen und von Rot bis Grün entstehen vier Absorptionsstreifen, von denen selbst in verdünnten Lösungen der erste im Rot sichtbar bleibt. Das reine Chlorophyll ist eine aus Kohlen-, Wasser-, Sauer- und Stickstoff zusammengesetzte organische Verbindung. In den Chlorophyllkörnern ist es immer mit anderen, nämlich mit gelben Farbstoffen, die man Xanthophyll nennt, gemengt. Diese sind ebenfalls in Alkohol löslich, ihre Lösung fluoresciert aber nicht und hat ein etwas anderes Absorptionsspectrum als das Chlorophyll. Das Grün der Pflanze ist also eine Mischfarbe aus dem rein grünen Chlorophyllfarbstoff und dem gelben Xanthophyll und neigt je nach den Mengenverhältnissen beider bald mehr ins Grün, bald mehr ins Gelbgrün.

Die Pflanze bildet das Chlorophyll nur unter gewissen Bedingungen. Zu den letzteren gehören: 1) Licht. Wenn Pflanzen im Dunkeln keimen oder wachsen, so werden sie nicht grün, sondern bloß gelb oder ganz farblos. Dieser Krankheitszustand ist unter dem Namen Etiolament oder Vergeilen bekannt. Setzt man etiolirte Pflanzen ans Licht, so ergrünen sie in einem oder wenigen Tagen. Auch wenn man an einem im Lichte befindlichen Blatte oder Triebe ein beliebiges Stück verbunkelt hält, unterbleibt in dem letzteren die Chlorophyllbildung, während sie an den übrigen Partien eintritt. Die Wirkung ist also eine unmittelbare auf die einzelne Zelle. In den etiolirten Pflanzenteilen sind zwar die Farbstoffkörper sichtbar, aber dieselben sind nur schwach gelb gefärbt. Der hier vorhandene gelbe Farbstoff, das Etiolin, welches ebenfalls durch Alkohol extrahierbar, zeigt in seinen optischen Eigenschaften gewisse Abweichungen vom Chlorophyll, aber es ist nicht mit dem Xanthophyll identisch, vielmehr als eine Vorstufe des Chlorophylls selbst zu betrachten, denn es wan-

delt sich im Lichte in dieses um. Directes Sonnenlicht wirkt auf das Ergrünen langsamer als ein Licht mittlerer Intensität; aber selbst bei derjenigen geringen Helligkeit, welche uns das Lesen kleinen Druckes nicht mehr gestattet, findet schon das Ergrünen statt. Bei den Keimpflanzen gewisser Coniferen, wie Lanne, Fichte, Kiefer, bildet sich sogar in voller Dunkelheit etwas Chlorophyll, doch sehen solche Keimpflanzen mehr gelbgrün aus und nehmen erst am Lichte ihr gesättigtes Grün an; auch etiolieren manche Individuen derselben im Dunkeln in gewöhnlicher Weise. Die Lichtfarben üben insofern einen Einfluß, als die Ergrünung etiolierter Pflanzen bei hoher Lichtintensität am schnellsten im Blau und Violett, bei geringer Helligkeit am schnellsten im Gelb und Rot erfolgt.

2) Temperatur. Auch trotz der Einwirkung der Lichtstrahlen unterbleibt die Chlorophyllbildung bei gewissen ungünstigen Temperaturen. Die untere Grenze liegt z. B. für *Phaseolus multiflorus*, *Zea mais*, *Brassica napus* bei  $+ 6^{\circ} \text{C.}$ , die obere bei  $+ 33^{\circ} \text{C.}$

3) Gegenwart von Eisen. Von der Notwendigkeit desselben zur Chlorophyllbildung ist bereits oben S. 149 die Rede gewesen.

4) Zur Chlorophyllbildung gehören aber auch gewisse in der Pflanze selbst liegende Bedingungen. Keineswegs alle Zellen der Pflanze bilden Chlorophyll, obgleich sie sich ohne Zweifel alle unter den äußeren Bedingungen der Chlorophyllbildung befinden; wir sehen diesen Prozeß hauptsächlich auf die Mesophyllzellen des Blattes, auf die Stengelrinde, auf das Parenchym unreifer Früchte beschränkt. Es giebt auch Spielarten von Pflanzen, wo die sonst grünen Blätter weiße Flecken oder Streifen besitzen, an denen eben die Chlorophyllbildung spontan unterblieben ist; solche Blätter nennt man *panachiert*. Der höchste Grad dieser Erscheinung ist der an einzelnen Individuen sich zeigende Krankheitszustand, den man als *Bleichsucht* oder *Gelbsucht* bezeichnet, wo die ganze Pflanze, trotzdem sie sich unter allen äußeren Bedingungen der Ergrünung befindet, doch kein Chlorophyll bildet, wobei sie natürlich nur eine beschränkte Zeit zu leben vermag wegen der verhinderten Kohlenstoffassimilation.

Das Chlorophyll ist leicht zerseßbar. Besonders wird es in Berührung mit Säuren oxydiert zu einem in Form gelber oder schmutziggelber ölartiger Tropfen oder Fäden an den Chlorophyllkörnern sich abscheidenden Farbstoff, den man Chlorophyllan oder *Hyochlorin* genannt hat (vgl. Fig. 30). Zugleich entsteht dabei manchmal auch ein roter Farbstoff, *Erythrophyll*. Durch Reduction, z. B. mit Zinkstaub kann man aus dem Chlorophyllan wieder reines Chlorophyll darstellen. Natrium, auch Basen oder Carbonate, geben mit Chlorophyllan grüne Salze, in denen eine Chlorophyllinsäure vorhanden ist. Concentrierte Salzsäure spaltet das Chlorophyllan in das blaue *Phyllocyanin* und das gelbe *Phylloxanthin*. Auch in der lebenden Pflanze findet vielfach eine Zerstörung des Chlorophylls statt. Normal geschieht das fast immer, sobald das natürliche Lebensende der grünen Teile erreicht ist; das Gelbwerden des reifen Strohes und der Baumblätter vor dem herbstlichen Abfallen hängt damit zu-

sammen. Wir sehen nämlich hier die Chlorophyllkörner samt dem grünen Farbstoff in den Zellen verschwinden; das Material wandert von dort aus, um für andere Zwecke der Pflanze nutzbar gemacht zu werden; dafür bleibt in den Zellen das das Chlorophyll begleitende Xanthophyll in Gestalt blattartiger gelber Tröpfchen zurück. Dieser Farbstoff bedingt also das Gelb des Strohes, des Herbstlaubes etc. Um den nämlichen Vorgang handelt es sich auch, wenn grüne Blätter infolge schädlicher Einflüsse vorzeitig absterben, wobei sie sich auch in Gelb verfärben, wie z. B. infolge übergroßer Trockenheit oder, wenn sie ununterbrochen verbunkelt werden. Die Dunkelheit zerstört das Chlorophyll nicht, denn Blätter, welche sehr lange Dunkelheit vertragen, verlieren, solange sie im Finstern am Leben bleiben, auch ihr Chlorophyll nicht, wie z. B. viele Wasserpflanzen; die meisten Landpflanzen aber sind dagegen sehr empfindlich; ihre Blätter werden in constanter Finsterniß, sogar schon in schwacher Helligkeit bereits nach wenigen Tagen gelb, aber nicht etwa weil die Dunkelheit das Chlorophyll zerstörte, sondern weil die Pflanze darin ihre Blätter preisgibt, vorher aber dieselben entleert, wobei eben auch das Chlorophyll, wie es sonst immer vor dem Tode geschieht, resorbiert wird.

2. Das Anthoxanthin, der rote Farbstoff der meisten hochroten saftigen Früchte, wie *Solanum Lycopersicum* und *Dulcamara*, *Capsicum*, *Physalis*, *Lycium*, der Erdbeeren, Hagebutten etc. Er ist ebenfalls an protoplasmatische Farbstoffkörper gebunden, welche runde bis zackige Form besitzen und in großer Anzahl im Protoplasma enthalten sind. Seine alkoholige Lösung zeigt in ihrem Spectrum Ähnlichkeit mit dem Chlorophyll. Er hat auch eine genetische Beziehung zu demselben. Denn diese Früchte sind im unreifen Zustande grün; die Chlorophyllkörner, welche sie zu dieser Zeit in ihren Zellen enthalten, verfärben sich später allmählich durch Gelb in Rot, was die gleiche Farbenwandlung an der reifenden Frucht bedingt. Aber weiterhin entsteht in diesen Früchten der rote Farbstoff direct, ohne vorher Chlorophyll gewesen zu sein, indem die roten Anthoxanthinkörper gegen die Reife hin sich oft bedeutend vermehren, so daß schließlich die größte Menge des Farbstoffes durch Neubildung entstanden ist. In den Mohrrüben finden sich Anthoxanthinkörper von nadel- oder plättchenförmiger krystallähnlicher Gestalt.

3. Das Blumengelb oder Xipochrom. Dieser Farbstoff der gelben Blumenblätter, wie z. B. der gelben Lupinen, der Sonnenblumen und vieler anderer Compositen, der Cruciferen etc., ist an kleine meist körnerförmige Chromoplasten gebunden, die in großer Anzahl in der Zelle vorhanden sind. Seine Entstehung zeigt keine Beziehung zum Chlorophyll; auch bildet sich dieser Farbstoff gleich allen anderen Farbstoffen der Pflanze außer Chlorophyll ohne Einwirkung des Lichtes, denn die meisten Blüten entwickeln ihre charakteristischen Farben, auch wenn sie im Dunkeln ausblühen.

4. Das Anthocyan, nächst dem Chlorophyll der verbreitetste vegetabilische Farbstoff. Er kommt in rotem, violetter bis blauem Ton vor und ist

stets im Zellsafte aufgelöst; man kann daher aus allen solchen Pflanzenteilen einen roten Saft auspressen oder mittels Wasser extrahieren. Wir treffen ihn in den verschiedensten Organen der Pflanzen, und zwar: 1) in vielen Früchten, wie Kirschgen, Pflaumen, Weinbeeren, Heidelbeeren zc.; 2) in vielen Blüten, wo die verschiedenen Farbentöne von Rot, Violett und Blau durch ihn veranlaßt sind. Der Wechsel in diesen Farben wird durch die verschiedene, bald mehr neutrale, bald mehr saure oder alkalische Reaction des Saftes der Zellen hervorgebracht, in welchem das Anthocyan aufgelöst ist. Darum nehmen rote oder violette Blüten durch eine Spur von Ammoniakdampf blaue Farbe an. Bei manchen Pflanzen vollzieht sich dieser Wechsel von selbst; so blühen z. B. *Pulmonaria*, *Echium* und andere Boragineen rot auf und werden dann blau. 3) In vielen vegetativen Organen; sehr verbreitet ist nämlich eine Rötung grüner Pflanzenteile, und diese ist immer durch Anthocyan veranlaßt. Man findet dann die Zellsäfte der Epidermiszellen, oft auch diejenigen einzelner oder aller mit Chlorophyllkörnern versehenen Mesophyllzellen gerötet. Das Grün des Chlorophylls wird dann durch das Anthocyan mehr oder weniger verdeckt; und je nach der Menge des letzteren erscheint der Pflanzenteil bräunlich rot bis tief und rein rot. Die Rötung grüner Pflanzen tritt unter sehr verschiedenen Umständen auf: a) im Jugendzustande, während die Teile im Wachsen begriffen sind, wie man an den Frühjahrstrieben vieler Holzpflanzen und Kräuter sieht, in denen dann später der rote Farbstoff wieder verschwindet. b) Während der herbstlichen Entleerung der Blätter mancher Laubbölzer, besonders beim Weinstock und beim wilden Wein zc. c) Zur Winterszeit an den wintergrünen Blättern, die sich besonders an der Lichtseite röten, wie bei *Thuja*, beim *Ephedru*, bei *Calluna* und den im Winter lebend bleibenden Wurzelblättern vieler perennierenden Kräuter. d) An sehr sonnigen Standorten nehmen die meisten Pflanzen, besonders die Stengel, Blattstiele und Blattrippen eine mehr oder minder intensive Rötung an, z. B. sehr auffallend beim Buchweizen, welcher nur an sehr schattigen Standorten die Rötung seiner Stengel vermissen läßt. Das Rotbädigwerden der Äpfel und Birnen an der Lichtseite gehört auch hierher. e) An Wunden und anderen kranken Stellen der Blätter und mancher Früchte tritt oft eine Rötung des gesunden Gewebes an der Grenze gegen die beschädigte Partie auf. f) Bei manchen Varietäten bilden sich regelmäßig rote Zellsäfte in den meisten Organen, die an der Stammpflanze das Rot entbehren; so bei den Sorten des Kohls und der Rüben mit roten und blauen Blättern, bei der Blutbuche und vielen anderen Holzpflanzen, von denen man jetzt rotblättrige Spielarten kultiviert. Bei solchen Varietäten erstreckt sich die Rötung manchmal auch auf die unterirdischen Organe, wie bei den roten Rüben und den roten Kartoffelsorten.

Die Entstehungsweise und die Bedeutung des Anthocyans sind noch nicht aufgeklärt. Vielleicht sind hier auch noch verschiedene Farbstoffe zu unterscheiden. Eine gewisse Beeinflussung durch Licht und Temperatur besteht, wie im

Vorstehenden angedeutet wurde; indessen wird vielfach der rote und blaue Farbstoff in vollständiger Dunkelheit gebildet, wie es von den Blüten constatiert und für die unterirdischen Organe selbstverständlich ist. Eine große Rolle spielt auch die Variabilität; denn nicht bloß, daß Anthocyan durch Variation erzeugt werden kann, wie wir eben sahen, es kann auch der im normalen Zustand vorhandene Farbstoff an der Spielart verloren gehen, wie hinsichtlich der Blüten die weißblühenden Glockenblumen, Veilchen, Asters, Flieder, Rosen z., hinsichtlich der Früchte der rote und weiße Wein, rote und helle Pflaumen, Johannisbeeren, Stachelbeeren z. zeigen. Überhaupt ist der durch Variation eintretende Farbenwechsel bei Blüten oft ungemein groß, wofür besonders die Georginen und die Stiefmütterchen Belege sind.

5. Die Farbstoffe der Hölzer. Im Kernholze der Bäume finden sich in der Membran der Holzzellen eingelagert eigentümliche Farbstoffe, welche beim Übergange des Splintes in Kernholz in nicht näher bekannter Weise entstehen. Sie bedingen die dunklere Farbe dieses Gewebes und sind namentlich bei gewissen ausländischen Bäumen, welche Farbhölzer liefern, von eigentümlicher Art; so das Brasilin im Rotholz, das Haematoxylin im Campecheholz, das Santalin im roten Sandelholz, das Morin im Gelbholz z.

6. Die Rindenfarbstoffe oder Phlobaphene, meist braune oder braunrote Farbstoffe, welche in den Zellmembranen der Rinde der Bäume abgelagert sind und wahrscheinlich durch Oxydation der in den Rinden enthaltenen Gerbsäuren entstehen. Darum nehmen die meisten Baumrinden, welche unverletzt hell aussehen, an der Luft schnell eine braune bis braunrote Farbe an. Die verschiedenen Gerbstoffe geben auch verschiedene Phlobaphene.

Es kommen in Pflanzen auch sogenannte Chromogene vor, d. s. farblose Verbindungen, aus denen man aber künstlich durch Gährung oder Oxydation einen Farbstoff darstellen kann. Dies ist namentlich mit dem Indigblau der Fall, welches wir aus den Indigofera-Arten und aus *Isatis tinctoria* gewinnen. In diesen Pflanzen kommt ein farbloses Glykosid vor, das Indican. Dieses spaltet sich beim Kochen mit verdünnten Säuren oder durch Einwirkung von Fermenten in einen zuckerähnlichen Körper, das Indigglucin, und in das Indigblau, welches den Hauptbestandteil des Indigo bildet, neuerdings aber auch künstlich aus Derivaten der Zimmtsäure, die man aus Steinkohlentheer erhalten kann, dargestellt wird.

#### 4. Abschnitt.

##### Die Entleerung functionslos werdender Organe.

Bei allen höheren Pflanzen tritt während der Lebensdauer einmal oder wiederholt der Fall ein, daß gewisse Organe zu functionieren aufhören. Solcher Organe aber, die der Pflanze nichts mehr nützen, pflegt sie sich zu entledigen; dieselben sterben ab und gehen verloren. Zu diesen Erscheinungen gehört be-

sonders das Abfallen der Blätter der Laubbäume im Herbst, das Absterben der ganzen oberirdischen Teile der perennierenden Kräuter vor Beginn des Winters, wobei nur die unterirdischen Organe lebend zurückbleiben, und vor allen Dingen auch das endliche Absterben der ganzen einjährigen Pflanze, von welcher nur die Samen lebend zurückgelassen werden. In allen solchen Fällen nimmt aber die Pflanze aus den betreffenden Teilen, bevor sie dieselben verloren gehen läßt, soviel von verwertbaren Substanzen wieder in sich zurück, als daraus irgend wieder zu erlangen ist; diese Organe werden vor ihrem Absterben bis zu einem gewissen Grade entleert. Schon die Veränderung ihres Aussehens hierbei ist ein Zeichen dafür; denn das Gelbwerden und die anderen Verfärbungen, welche an dem Herbstlaub und an dem reifen Stroh der perennierenden und einjährigen Pflanzen zur Zeit der Samenreife eintreten, rühren daher, daß die Chlorophyllkörner resorbiert werden und nur gelbe Tropfen von Xanthophyll in den Zellen zurückbleiben (S. 200). Wir sehen auch den größten Teil des Protoplasmas aus den Zellen dieser Organe verschwinden, dergleichen Stärkemehlkörner, wo solche im lebenden Zustande vorhanden waren. Auch wandern gewisse Aschebestandteile, namentlich solche, die für die Pflanze besonders wertvoll sind, nämlich der größte Teil des Kalis und der Phosphorsäure aus diesen Organen in die lebenden Teile der Pflanze zurück. Nur was nicht auflösbar ist, wie die festen Zellhäute der Gewebe, und das, womit die Pflanze weniger sparsam umzugehen braucht, wie Kalk und Kieselsäure, sehen wir in den verloren gehenden Organen zurückgelassen. Diese Entleerung spricht sich auch deutlich darin aus, daß das Trockengewicht dieser Organe dabei eine Verminderung erfährt. Die zurückgenommenen Stoffe werden von der Pflanze zu anderweiten Bildungen wieder verwendet. Die Ablösung der Baumbblätter im Herbst wird dadurch vorbereitet, daß schon vorher an der Basis des Blattstieles quer durch die ganze Dicke desselben eine Trennungsschicht, die meist aus leicht zerreißen, korkartigen Zellen gebildet ist, entsteht; an dieser Stelle bricht dann der Blattstiel von selbst quer durch.

Dieselben Erscheinungen treten auch ein, wenn vor dem natürlichen Ende der Vegetation gewisse Pflanzenteile infolge von abnormen Einflüssen zu grunde gehen. So z. B. wenn grüne Blätter verdunkelt werden, infolge dessen sie meist ziemlich schnell unter Gelbwerden absterben, wobei eben ihr Chlorophyll und sonstige wertvollere Stoffe vorher in die Pflanze zurückwandern. Oder bei Nahrungsmangel; wenn z. B. Pflanzen nur in Fluß- oder Brunnenwasser oder in reinem Quarzsande wachsen oder wenn ihnen nur ein einzelner wichtiger Nahrungsstoff fehlt, z. B. Stickstoff oder Kali, so sterben der Reihe nach von unten nach oben die älteren Blätter immer bald wieder ab, indem sie gelb werden, vertrocknen und augenscheinlich dasjenige, was sie von dem in ungenügender Menge gebotenen Stoffe aufgenommen hatten, immer wieder abgeben, um es der Triebspitze und den dort sich bildenden neuen Teilen zuzukommen zu lassen.

## 5. Abschnitt.

**Die Atmung oder Respiration.**

In allen lebenden Pflanzenorganen findet ein der Atmung des tierischen Körpers ganz ähnlicher Verbrennungsprozeß statt. Die Atmung, die hiernach ein allen lebenden Wesen gemeinsamer Vorgang ist, besteht in der Aufnahme von Sauerstoffgas aus der Umgebung, in einer Oxydation eines Teiles der organischen Verbindungen und in der Aushauchung der so entstandenen Verbrennungsproducte, hauptsächlich in Form von Kohlensäure. Man kann die Atmung der Pflanzen leicht nachweisen, wenn man Pflanzenteile in einem abgeschlossenen Raume, z. B. unter einer hermetisch schließenden Glasglocke, hält und dann eine von Kohlensäure befreite (durch Kalilauge geleitete) Luft eintreten läßt; leitet man die wieder austretende Luft durch Barytwasser, so entsteht darin ein Niederschlag von kohlensaurem Baryt, durch den man die von der Pflanze ausgeatmete Kohlensäure bestimmen kann; auch läßt sich in einer abgeschlossenen Luft, in welcher lebende Pflanzenteile sich befinden, die Abnahme von Sauerstoff analytisch bestimmen. Diese Erscheinung zeigen alle lebenden Pflanzenteile; insbesondere ist sie constatirt von folgenden Organen: 1. Keimende Samen aller Pflanzen. Sobald mit der beginnenden Quellung der Samen das Leben erwacht, kommt die Atmung in Gang; sie steigt dabei schneller oder langsamer, um in den späteren Perioden der Keimung wieder ziemlich rasch abzunehmen, ohne ganz aufzuhören. 2. Die Knospen der Bäume, sobald sie sich zu öffnen beginnen. 3. Alle Blüten. Diese zeigen eine energichere Atmung als die anderen Teile der erwachsenen Pflanze. So ist z. B. bei *Cheiranthus incanus* der in 24 Stunden verbrauchte Sauerstoff auf das Volumen des atmenden Organes berechnet im Dunkeln an den grünen Blättern = 4, an den Blüten = 11; dabei atmen wieder von den Blütenteilen die Geschlechtsorgane am lebhaftesten, denn hier ist diese Zahl = 18. Wo eingeschlechtige Blüten vorkommen, atmen die männlichen stärker als die weiblichen. So sind z. B. beim Kürbis in 10 Stunden die entsprechenden Werte an männlichen Blüten = 7,6, an weiblichen = 3,5, beim Mais in 24 Stunden an den männlichen = 9,6, an den weiblichen = 5,2. An einer und derselben Blüte ist die Atmung in den einzelnen Perioden ungleich; z. B. ist bei *Passiflora* der Atmungswert an den Blütenknospen = 6, an der aufgeblühten Blüte = 12, an der abblühenden = 7. 4. Alle Früchte, besonders die großen saftreichen Obstarten, zeigen während ihres Wachstums Respiration, welche mit zunehmender Reife allmählich abnimmt. 5. Die unterirdischen Organe, wie Wurzeln, Knollen, Zwiebeln. So absorbieren z. B. in 24 Stunden Rüben und Möhren ihr gleiches Volumen, Kartoffelknollen 0,4, Lilienzwiebeln 0,39 ihres Volumens Sauerstoff aus der umgebenden Luft. 6. Die chlorophyllfreien Pflanzen atmen in gleicher Weise Tag und Nacht Sauerstoff ein und Kohlensäure aus. Man hat dies von vielen Pilzen, sowohl größeren Schwämmen, als auch

Schimmelpilzen, ebenso von nicht grünen Phanerogamen, wie Orobanche, Lathraea, Neottia zc. constatirt. 7. Die grünen Pflanzenteile. Überall, wo Chlorophyll in größerer Menge vorhanden ist, findet am Lichte Assimilation von Kohlensäure statt (§. 113), die in der Aufnahme von Kohlensäuregas und in Abcheidung von Sauerstoff, also in einem Prozesse, der gerade der umgekehrte von dem der Atmung ist, besteht. Die Kohlensäure-Assimilation ist im Lichte so lebhaft, daß sie meist den Gaswechsel, den die Atmung bedingt, nicht nur compenstiert, sondern überwiegt. Aber im Dunkeln, wo die Kohlensäure-Assimilation stillsteht, wird auch an den grünen Pflanzenteilen Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung nachweisbar. Auch am Tage geht in den grünen Organen neben der Assimilation die Atmung fort; wenn man nämlich grüne Teile in einen abgesperrten Raum bringt, worin eine offene Schale mit Kalilauge sich befindet, so absorbiert die letztere die Kohlensäure stärker als es die grünen Blätter am Lichte thun, und man findet den Kohlensäuregehalt der Kalilauge auch im hellen Lichte zunehmend.

Die Respiration ist auch bei den Pflanzen allgemein eine Äußerung des Lebens, ihr Stillstand ein Zeichen des Todes. Man darf daher auch annehmen, daß die Atmung vom Protoplasma, dem alleinigen Träger des Lebens der Zelle, ausgeht. Auch bei den Pflanzen ist die Atmung eine Bedingung des Lebens: wenn Pflanzenteile daran gehindert werden, also wenn sie in einem sauerstofffreien Raume verweilen, so unterbleiben alle sichtbaren Lebensthätigkeiten, wie die Keimung, das Wachsen, die Bewegungen der Pflanzenteile, die Strömung des Protoplasmas in den Zellen zc., und der Tod tritt endlich bald schneller, bald langsamer ein.

Auf den chemischen Vorgang der Atmung wird zunächst einiges Licht geworfen durch die bei der Atmung entstehenden Producte. Dieses sind die Dreyde, welche durch den aufgenommenen Sauerstoff gebildet werden, nämlich Kohlensäure und Wasser. Der Kohlenstoff, dessen Verbrennungsproduct diese Kohlensäure ist, stammt aus dem Pflanzkörper; es muß also eine Zerstörung kohlenstoffhaltiger organischer Substanz der Pflanze stattfinden. Die Atmung bedeutet daher ebenso, wie für das Tier, auch für die Pflanze einen Substanzverlust. Wenn daher Pflanzen in constanter Dunkelheit keimen, wobei also die Assimilation ausgeschlossen ist, so wachsen sie zwar mit Hilfe des disponiblen Reservestoffmaterials (§. 155) eine Zeitlang, aber sie verlieren dennoch allmählich an Trockengewicht und fallen endlich dem Hungertode anheim. Es enthalten z. B. 22 Maiskörner:

	ungekeimt 8,636 g	Trockensubstanz, worin 0,156 g	Äsche.
20 Tage nach der Keimung	4,529 "	"	0,156 " "

Man sieht hieraus, daß sich der Stoffverlust nur auf die organische Substanz bezieht. Wie sich dieser Verlust im Näheren gestaltet, geht aus folgenden Zahlen hervor. Es verlieren 100 Maiskörner beim Keimen im Dunkeln:



	C	H	O	oder im Verhältnis C : H : O =
nach 8 Tagen	4,57	1,46	3,06	1 : 0,32 : 0,67.
„ 4 Wochen	18,69	2,98	18,19	1 : 0,11 : 0,97.
„ 5 „	23,10	3,75	22,30	1 : 0,16 : 0,97.

Der verloren gegangene Kohlen- und Wasserstoff sind also in die Form der beiden Verbrennungsproducte Kohlensäure und Wasser übergeführt worden. Man sieht aber, daß die relativen Mengen, in welchen Kohlensäure und Wasser sich bilden, in den verschiedenen Perioden der Keimung wechselnd sind. Weiter ergibt sich aus diesen Zahlen, daß die Pflanze, um diese Atmungsproducte zu erzeugen, nicht bloß den durch die Respiration wirklich consumierten Sauerstoff gebraucht, sondern, daß Sauerstoff auch aus den die Pflanze constituierenden Verbindungen abgegeben wird. Man darf sich hiernach die Atmung nicht so einfach vorstellen, daß immer ein der eingeatmeten Sauerstoffmenge entsprechendes Quantum Kohlensäuregas exhalirt wird. Wäre dies der Fall, so

müßte das Volumen-Verhältnis  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  immer = 1 gefunden werden, weil das in einem Volumen Kohlensäuregas enthaltene Sauerstoffgas dasselbe Volumen einnimmt. Im Gegenteil, man findet dieses Verhältnis zwar manchmal größer, häufig aber auch kleiner als 1, d. h. das Volumen des von der Pflanze aufgenommenen Sauerstoffes ist dann dem der abgeschiedenen Kohlensäure überlegen. Es hat sich gezeigt, daß die Größe dieses Verhältnisses nach Entwicklungsperioden der Pflanze wechselt. So fällt während der Keimung der Wert des Bruches  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  von 1 bis zu einem je nach Species verschiedenen Minimum, um dann wieder auf ungefähr 1 zu steigen, z. B. bei Triticum von 1,05 auf 0,61, 0,86 und 0,97. Bei perennirenden Pflanzen entspricht das Verhältnis den Sommer über dem Maximalwert und fällt im Herbst und Winter auf ein Minimum, wobei Temperaturverschiedenheiten ohne Einfluß sind. Es ist begreiflich, daß diese Schwankungen mit den in der Pflanze stattfindenden Stoffumwandlungen zusammenhängen müssen, die ja sehr verschiedener Natur sein werden. Dies tritt ganz besonders bei der Keimung ölhaltiger Samen hervor.

Bei diesen ist nämlich das Verhältnis  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  besonders klein, d. h. es wird von dem aufgenommenen Sauerstoff mehr in der Pflanze zurückgehalten, als in der gebildeten Kohlensäure sich wiederfindet. Dies rührt einfach daher, daß bei der Keimung solcher Samen fettes Öl in Kohlenhydrate umgewandelt wird, was nur unter Vermehrung des Sauerstoffgehaltes möglich ist. Daher kann hier sogar eine Zunahme des Sauerstoffes bei der Keimung eintreten. Es werden hiernach folgende Zahlen über Verlust oder Gewinn an den betreffenden Stoffen, welchen 100 g Hanfsamen bei der Keimung nach 7 Tagen erleiden, verständlich sein:

C	H	O	Trockengewicht	Fettgehalt
— 2,65 g	— 0,44 g	+ 0,23 g	— 3,03 %	— 15,56 %

Dem aufgenommenen Volumen Sauerstoff kann auch deshalb nicht immer ein gleiches Volumen ausgehauchter Kohlensäure entsprechen, weil die letztere im Wasser leichter löslich ist als Sauerstoff, also in den Säften der Pflanzen etwas darin aufgelöst zurückgehalten wird. Daß die Atmung kein einfacher Oxydationsproceß ist, geht aus der Erscheinung hervor, daß eine Entwicklung und Ausscheidung von Kohlensäure aus der Pflanze auch in sauerstofffreier Luft, wie Stickstoffgas, Wasserstoffgas zc. oder im luftleeren Raume fortbauert, solange als hier die Pflanzenteile am Leben bleiben. Man hat dies die intramoleculare Atmung genannt, weil hierbei die ausgeatmete Kohlensäure nicht als Verbrennungsproduct zu betrachten ist, sondern ganz aus Moleculen der organischen Substanz sich bildet. Bei dieser Abspaltung von Kohlensäure entstehen aber zugleich noch andere Producte, die bei der Sauerstoffatmung nicht auftreten, und unter denen namentlich Alkohol zu nennen ist. Nachdem man zuerst an verschiedenen Früchten, wie Äpfeln, Birnen, Weintrauben zc., im sauerstofffreien Raume, wo diese Teile wochenlang am Leben bleiben, eine ebensoviele Fortdauer von Kohlensäure-Ausatmung unter gleichzeitiger Alkoholbildung beobachtet hatte, ist die gleiche Erscheinung auch an vielen anderen Pflanzen nachgewiesen worden, wie an Keimpflanzen, Blättern, Blüten, Pilzen zc. Somit ist die Alkoholbildung, die wir bei den Geseipilzen die Gährung nennen, mit unter diese allgemeine Erscheinung der Pflanzen zu rechnen, nur daß die Alkoholbildung bei der intramolecularen Atmung bei den meisten Pflanzen nicht so ausgiebig ist, als bei den Geseipilzen. Was die Mengenverhältnisse der Kohlensäure anlangt, die bei der intramolecularen Atmung gebildet werden, so zeigt sich in der ersten Zeit nach Sauerstoffausschluß meist kein Unterschied von der gewöhnlichen Atmung; alsdann aber nimmt die Kohlensäurebildung bei der intramolecularen Atmung zunächst schnell ab und sinkt späterhin nur allmählicher. Auch besteht bei den einzelnen Pflanzenarten unter sich kein festes Verhältnis zwischen der Sauerstoffatmung und der intramolecularen: ist erstere = 1, so liegt letztere für Keimpflanzen zwischen 0,177 (Senf) und 1 (Ackerbohne), für junge Fichtenzweige bei 0,077; für Pilze zwischen 0,310 (Bierhefe) und 0,666 (*Cantharellus cibarius*). Aus zwei Birnen von 282 g Gewicht hat man nach 5 Monaten 1762 ccm Kohlensäure, aus Erbseimpflanzen nach 3 Monaten das sieben- oder achtfache ihres Volumens Kohlensäure durch intramoleculare Atmung erhalten. Die Pflanzenstoffe, welche hierbei consumiert werden, sind je nach Species und Pflanzenteilen verschiedene, und darnach sind auch die entstehenden Producte ungleich. An Früchten ist hierbei ein Verbrauch von Kohlenhydraten constatirt worden. Bei den Geseipilzen liefert der Zucker, welcher vergohren wird, das Material für die Bildung der Kohlensäure und des Alkohols. Doch findet dabei keine glatteerspaltung des Zuckers in Kohlensäure und Alkohol statt, sondern es entstehen in geringer Menge zugleich auch noch andere Stoffe, besonders Glycerin und Bern-

steinsäure. Pflanzen, welche Mannit enthalten und diesen bei der intramolecularen Atmung zu Kohlensäure und Alkohol vergähren, scheiden neben Kohlensäure auch Wasserstoffgas aus. Mannit enthält nämlich relativ mehr Wasserstoff als die Kohlenhydrate, muß also, um in letztere übergehen zu können, Wasserstoff abgeben. Mannit ist besonders vielen Pilzen eigen, und es ist nachgewiesen, daß nur diejenigen Pilze, welche diese Verbindung enthalten, bei Sauerstoffmangel eine Wasserstoffentwicklung zeigen. Auch höhere Pflanzen, in denen Mannit vorkommt, wie die Blätter, Blüten und unreifen Früchte der Oliven, scheiden im sauerstofffreien Raume Wasserstoff aus. Gewisse Pilze erzeugen statt Alkohol ein anderes Gährungsproduct, wie wir bei der Essigsäuregährung, Milchsäuregährung, Buttersäuregährung, fauligen Gährung oder Fäulnis zc. finden, die durch jeweils besondere Pilze veranlaßt werden.

Auch die intramoleculare Atmung dauert nur so lange, als der Pflanzenteil am Leben bleibt; und solange als dieselbe fortbauert, vermag auch die Pflanze ihre Sauerstoffrespiration zu beginnen, wenn ihr dieses Gas wieder zugeführt wird; aber nach dem Erlöschen jener kann sie auch durch Zuleitung von Sauerstoff nicht zum Leben und zur Atmung zurückgebracht werden. Daher ist vielleicht die intramoleculare Atmung das Primäre und die Ursache der gewöhnlichen Sauerstoffatmung; es wird vielleicht erst durch diesen Prozeß in der Pflanze die Affinität zum freien Sauerstoff geschaffen und letzterer in den Stoffwechsel gezogen. In welcher Beziehung die Alkoholbildung dazu steht, ist nicht hinlänglich aufgeklärt; das Unterbleiben derselben bei gewöhnlicher Sauerstoffatmung könnte vielleicht so zu erklären sein, daß der Alkohol im Augenblicke der Entstehung durch Vereinigung mit Sauerstoff wieder zu vegetabilischer Substanz regeneriert wird. Aber bei Pilzen findet vielfach auch bei Gegenwart von Sauerstoff Alkoholbildung statt; so bei den eigentlichen Gährungspilzen, wie bei der Gese und den Mucor-Arten; überhaupt giebt es unter den Pilzen alle Abstufungen bis zu solchen, welche gleich den übrigen Pflanzen nur bei Sauerstoffausschluß Alkohol bilden. Auch die Gährungspilze wachsen bei Ausschluß von Sauerstoff, und dabei wird die größte Menge Alkohol gebildet; aber bei Gegenwart von Sauerstoff können sie auch ohne Gährung sich entwickeln. Durch dieerspaltung des vergärbaren Materiales wird, wie es sonst überall durch die intramoleculare Atmung geschieht, so auch hier die zum Leben nötige Betriebskraft geliefert. Denn nur bei Gegenwart vergärbbarer Zuckerarten kommen die Gesepilze im sauerstofffreien Raume fort; sie bedürfen aber Sauerstoff, wenn ihnen nur der nicht vergärbare Milchzucker geboten ist.

Beeinflussung der Atmung durch äußere Einwirkungen. Die Atmung ist abhängig von der vorhandenen Sauerstoffmenge und dem herrschenden Luftdruck. Beträgt der letztere 2—3 Atmosphären, so erfolgt noch normale Keimung; aber diese wird merklich verlangsamt bei 5 Atmosphären; bei 8 Atmosphären wurden nur noch Wurzeln gebildet, bei 10 Atmosphären hört die Lebensfähigkeit so gut wie auf; damit geht Hand in Hand ein entsprechend

geringerer Sauerstoffconsum. Hierbei ist aber nicht die Höhe des Luftdruckes, sondern nur die partiäre Pressung des Sauerstoffes die Ursache; denn in sauerstoffreicheren Gasgemengen zeigen sich die nämlichen Erfolge schon bei geringerem Drucke, und eine sauerstoffärmere Luft muß erst unter noch höheren Druck versetzt werden, ehe die entsprechenden Erfolge sich einstellen. Auch die Temperatur beeinflusst die Atmung. In der Nähe von 0°, wo die Pflanze noch lebt, ohne zu wachsen, findet noch schwache Respiration statt. Mit Zunahme der Temperatur steigt auch rasch die Atmung, und zwar stetig bis zur Tötungstemperatur, wo sie mit dem Leben plötzlich erlischt. Das Licht ist nicht nur keine Bedingung der Atmung, wie die Lebhaftigkeit letzterer im Finstern beweist, sondern man hat bei Pilzen sogar die Beobachtung gemacht, daß schon im diffusen Tageslicht die Atmung geringer wird als im Dunkeln. Im concentrirten Sonnenlichte aber (d. h. in einem mittels einer Linse vereinigten Strahlenbündel nach Ausschluß der erwärmenden Strahlen) findet eine so energische Atmung statt, daß schon in wenigen Minuten der Tod eintritt; in sauerstofffreiem Raume ist das concentrirte Sonnenlicht ohne Wirkung. Bei Pilzen ist beobachtet worden, daß mit zunehmender Luftfeuchtigkeit auch die Atmung wächst, daß sie dagegen bei Mangel an Nahrung allmählich bis zu unbedeutender Größe herabsinkt.

Wärmebildung durch Atmung. Da die Respiration ein Oxydationsprozeß ist, so muß sie auch bei den Pflanzen mit Freiwerden von Wärme verbunden sein. Nun wirken aber die lebhafteste Transpiration wegen der damit verbundenen Wärmebindung, sowie die Ausstrahlung des Pflanzentkörpers abkühlend, so daß die an der Luft wachsenden Pflanzenteile oft etwas kühler als ihre Umgebung sind. Häuft man dieselben aber in Menge zusammen, so wird die Selbstwärmanung nachweisbar. Was von der keimenden Gerste bei der Malzbereitung allbekannt ist, das zeigen auch andere keimende Samen und grüne Pflanzenteile, wenn man sie dicht aufeinander häuft. Gewisse große Blüten lassen schon ohne weiteres die Wärmebildung nachweisen; die Blütenkolben von *Colocasia odora* werden bisweilen um 22° C., diejenigen von *Arum maculatum* bis um 10° C., die männlichen Blüten des Kürbis um 4 bis 5° C. wärmer als die Umgebung. Daß die erzeugte Wärme von der Respiration herrührt, wird durch folgende Thatfachen bewiesen. In irrespirablen Gasen, wie Wasserstoff oder Kohlensäure, hört die Atmung, aber auch die Wärmebildung schnell auf. Mit dem Steigen und Fallen der Atmungsenergie läßt sich auch ein Steigen und Sinken der Erwärmung nachweisen. Die Aroideenkolben verlieren während der Wärmebildung in wenigen Stunden über 70 pCt. ihrer Trockensubstanz. Dabei bleibt der Stickstoffgehalt unverändert, aber die reichen Mengen von Stärkemehl und Zuder verschwinden, werden also veratmet. Allein es besteht keine feste Beziehung zwischen den gebildeten Wärmemengen und der in der gleichen Zeit abgegebenen Quantitäten Kohlensäure; jene sind während der ersten Keimungsperiode größer, später und an Blüten und Früchten kleiner als diese gefunden worden, was darauf hindeutet, daß in der Pflanze noch bei gewissen anderen Processen Wärme frei oder gebunden wird.

### III. Teil.

#### Die Vermehrung der Pflanzen.

Alle lebendigen Wesen vermögen neue Individuen der gleichen Art zu erzeugen; es wird dadurch dem Aussterben der Lebewelt auf der Erde vorgebeugt. Eine andere Entstehung lebender Wesen als diejenige, wobei schon vorhandene Individuen der gleichen Art die Erzeuger sind, kann gegenwärtig nicht angenommen werden; die sogenannte Urzeugung, spontane oder elternlose Zeugung, welche manche Naturforscher wenigstens für die niedrigsten der jetzt existierenden Organismen anerkannten, ist bis jetzt nicht bewiesen.

Nach der Art, wie die Pflanzen neue Individuen zustande bringen, unterscheiden wir zwei Arten der Vermehrung: eine solche auf vegetativem Wege und eine solche, wo durch besondere Fortpflanzungsorgane auf dem Wege geschlechtlicher Zeugung neue Keime in Gestalt von Samen gebildet werden.

##### I. Die vegetative Vermehrung.

Bei den meisten Pflanzen können aus gewissen Teilen, die sich von dem fertig entwickelten Pflanzenkörper ablösen, wieder neue vollständige Individuen werden. Die Pflanze ist mit ihren einzelnen Gliedern kein so streng centralisierter Organismus, wie der tierische Körper, von welchem kein Glied ohne das Ganze lebensfähig ist. Die einzelnen Sprossen und Blätter, deren eine Pflanze oft eine große Anzahl treibt, sind bis zu gewissem Grade selbständigen Lebens fähig. Schon bei den niedrigsten einzelligen Kryptogamen ist eine sehr ausgiebige vegetative Vermehrung zu finden, die hier einfach in der Vermehrung der einzigen Zelle durch Teilung oder Sprossung besteht, wie es bei den Hefezellen, den Bakterien zc. geschieht. Bei denjenigen Pilzen, welche ein aus vielen Fäden bestehendes Mycelium besitzen, wird durch Zerteilung des letzteren Vermehrung herbeigeführt, wie z. B. beim Champignon durch Erdstücke aus solchem Boden, in welchem das Mycelium verbreitet ist (Champignonbrut). Bei manchen vielzelligen Kryptogamen giebt es auch besondere Zellen oder Zellencomplexe, welche als Vermehrungsorgane sich vom Mutterkörper ablösen, wie die sogenannten Soredien der Flechten und die Brutknospen mancher Moose.

Bei höheren Pflanzen können allerhand Teile, welche Knospen besitzen oder solche zu erzeugen fähig sind, nach Abtrennung vom Mutterkörper zu neuen Individuen sich regenerieren. Es gehören hierher zunächst diejenigen Fälle, wo die betreffenden Teile durch besondere Form und Ausbildung als Vermehrungsorgane prädestiniert sind, nämlich:

1. Die Knollen. Hierfür liefert das bekannteste Beispiel die Kartoffelpflanze. Jeder der zahlreichen Knollen, die als metamorphosierte Stücke der unterirdischen ausläuferartigen Stengeltriebe in großer Zahl von einer Staube gebildet werden (Fig. 36 S. 160), ist bekanntlich zur Wiedererzeugung einer Kartoffelpflanze geeignet. Jeder Kartoffelknollen hat mehrere Knospen, welche in den grubchenförmigen Vertiefungen sitzen; aus ihnen können Stengeltriebe und Seitenwurzeln sich entwickeln. Das Stärkemehl der Knollen ist das Reservematerial für die Ernährung der jungen Pflanze bei der Keimung. Da aus jeder Knospe eines Knollen eine neue Pflanze entstehen kann, so lassen sich bekanntlich die Kartoffeln durch Zerschneiden der Knollen in Stücke noch weiter vermehren.

2. Die Brutzwiebeln. An den Zwiebeln bilden sich in den Achseln der Zwiebelschuppen Seitenknospen, welche wiederum zu besonderen Zwiebeln werden, die sich endlich abtrennen und zu neuen Pflanzen sich entwickeln.

3. Die Knospenzwiebeln, Brutknospen oder Bulbillen, zwiebelartige Knospen, die bei *Lilium bulbiferum* in den Achseln der grünen Blätter, bei manchen *Allium*-Arten im Blütenstande sich bilden, später sich ablösen und auf dem Boden unter Bewurzelung zu neuen Pflänzchen werden.

4. Die Knospentnöllchen, kleine, mit einer knollenförmig verdickten, stärkereichen Adventiwurzel versehene Knospen in den Achseln der grünen Blätter der *Ficaria ranunculoides*, welche Pflanze sich fast allein durch diese Knöllchen, sehr selten durch Samen vermehrt.

Auch gewöhnliche, nicht als besondere Vermehrungsorgane ausgebildete Teile einer Pflanze können nach der entweder durch Natur oder durch Kunst erfolgten Abtrennung vom Mutterkörper zu neuen Individuen sich entwickeln. Hierher gehören:

1. Die Ausläufer und ausläuferförmigen Wurzelstöcke, d. s. langgestreckte Stengel, welche unmittelbar auf der Oberfläche des Bodens oder im Boden in horizontaler Richtung hinwachsen; an ihren Knoten bewurzeln sie sich und bilden eine Knospe, die zu einer neuen Pflanze erwächst, besonders nachdem der Ausläufer durchgeschnitten worden ist. Auf diese Weise geschieht die Vermehrung der Erdbeeren, aber auch die der Quecken und ähnlicher Unkräuter, die deshalb schwer vertilgbar sind.

2. Die Absenker oder Ableger, welche man besonders bei Holzpflanzen erhält, wenn ein Zweig bis an den Erdboden gebogen und, nachdem er sich dort bewurzelt hat, von der Pflanze getrennt wird.

3. Die Stecklinge, d. s. abgeschnittene Pflanzenteile, welche, wenn sie in die Erde gesteckt werden, sich bewurzeln und die Knospen, die sie entweder

schon besaßen oder nach dem Abschneiden entwideln, zu neuen Pflanzen auswachsen lassen. Auf diesem Wege werden besonders Holzpflanzen künstlich vermehrt, indem man ein- oder wenigjährige Zweige als Stecklinge benützt, die dann am unteren Ende durch sogenannte Callus verwachsen und daselbst zugleich Wurzeln treiben (S. 65). Manche Pflanzen lassen sich auch durch Blattstecklinge vermehren; wenn man Stücke von Begonia-Blättern auf feuchten Sand legt, so bilden sich nach einiger Zeit an den Rippen kleine Knöschen, welche Wurzeln schlagen und neue Pflänzchen liefern. Die Wurzelblätter der auf unsern Wiesen wachsenden *Cardamine pratensis* thun dasselbe.

4. Das Verebeln der Pflanzen ist ebenfalls eine künstliche Vermehrung, wobei ein entwicklungsfähiger Teil einer Pflanze, das sogenannte Edelreis, auf einen anderen lebenden Stamm, den man dann den Wildling oder die Unterlage nennt, so übergepflanzt wird, daß er mit demselben in organische Verwachsung tritt und dann von diesem ernährt und wie ein Teil dieses, jedoch mit den Merkmalen der Stammpflanze sich weiter entwickelt. Man nennt diese Operation Oculieren, wenn nur eine Knospe samt einem Stück der umgebenden Rinde, dagegen Pfropfen, wenn ein ganzer Zweig auf den Wildling übertragen wird. Die Verebelung in diesen beiden Formen ist besonders an Holzpflanzen ausführbar; doch kann man auch die Augen der Kartoffelknollen auf andere Knollen der Kartoffelpflanze oculieren. Am besten schlägt die Verebelung an zwischen Pflanzen einer und derselben Species, weshalb sie hauptsächlich zur Uebertragung von guten Varietäten auf Wildlinge oder andere Varietäten angewendet wird. Eine Verebelung zwischen zwei verschiedenen Species, die dann aber jedenfalls nahe verwandt sein müssen, gelingt überhaupt selten und ist auch nur in einigen Fällen möglich, so zwischen Äpfeln und Birnen, Quitten und Birnen, Sauer- und Süßkirschen.

## II. Die Fortpflanzung durch Keime.

Bei allen Pflanzen findet eine Bildung besonderer Zellen statt, welchen die alleinige Aufgabe zufällt, als Keime eine völlig neue Pflanzenentwicklung zu beginnen. Die Kryptogamen bilden zu diesem Zwecke die stets mikroskopisch kleinen sogenannten Sporen; dieses sind einfache Zellen von besonderer Ausbildung, welche in der Regel in außerordentlich großer Anzahl auftreten und als solche bereits die Rolle von Keimen spielen, d. h. ohne weiteres von der Mutterpflanze sich trennen und dann zu einer neuen Pflanze sich entwickeln können. Bei den Phanerogamen machen dagegen die ersten Zellen der neuen Generation, welche den Sporen der Kryptogamen analog sind, auf der Mutterpflanze zunächst noch weitere Prozesse durch, welche mit der Bildung von Samen abschließen; erst diese sind es, welche als Fortpflanzungsorgane von der Pflanze sich trennen. Sie stellen compliciert gebaute Körper dar, in denen der Keim schon mit den ersten Organen der zukünftigen Pflanze vorgebildet als sogenannter Embryo oder Keimling nebst dem für seine erste Ernährung erforderlichen

Reservestoffmaterial eingeschlossen ist. Auf dieser principiellen Verschiedenheit der Fortpflanzungsorgane beruht hauptsächlich die Einteilung des Pflanzenreiches in Kryptogamen und Phanerogamen, die man deshalb auch bezeichnender Sporenpflanzen und Samenpflanzen nennt.

Die Erzeugung der Fortpflanzungszellen ist bei den Pflanzen in der Regel an das Zusammenwirken zweier verschiedener Organe, der Geschlechts- oder Sexualorgane, gebunden. Wir reden daher in allen diesen Fällen von geschlechtlicher Zeugung. Nur bei den niederen Kryptogamen, wie bei vielen Pilzen und Algen, werden ohne jede Beteiligung sexueller Organe vollkommen entwicklungstüchtige Sporen erzeugt; so finden wir es besonders bei den Sproßpilzen (Hefepilzen), bei den Spaltpilzen und Spaltalgen. Aber schon auf den unteren Stufen des Pflanzenreiches begegnen wir der Sexualität. Viele Pilze und Algen besitzen außer ungeschlechtlichen Sporen andere Fortpflanzungszellen, welche auf geschlechtlichem Wege zustande kommen. Und von den Moosen an aufwärts ist die Erzeugung der Sporen und bei den Phanerogamen allgemein diejenige der Samen an die Thätigkeit von Geschlechtsorganen geknüpft.

### 1. Die geschlechtliche Befruchtung.

Bezüglich der Form, in der die beiden Geschlechtszellen im Pflanzenreiche auftreten, zeigen sich die größten Mannichfaltigkeiten, deren eingehende Schilderung Gegenstand der Morphologie ist. Physiologisch ist dabei besonders folgendes von Interesse. Das Wesen der Sexualität besteht in allen Fällen darin, daß zwei Zellen ihren ganzen Inhalt oder einen Teil desselben, jedenfalls protoplasmatische Substanz, mit einander vermischen und daß dadurch die vereinigten Massen die Kräfte empfangen, um zur Entwicklung eines neuen Pflanzenindividuums fortzuschreiten. Auf den untersten Stufen des Pflanzenreiches sind die beiderlei Geschlechtszellen noch einander gleich, Männliches und Weibliches nicht unterschieden; die Vereinigung der beiden gleichen Zellen, hier Copulation genannt, liefert direct eine keimfähige Spore; so zeigt es sich bei der Bildung der Zygosporen gewisser Algen und Pilze und bei der Paarung der Schwärmsporen mancher Algen. Wenn wir von diesen Fällen absehen, so sind überall die beiden geschlechtlichen Zellen von ungleicher Beschaffenheit und entfalten behufs ihrer Vermischung ungleiche Thätigkeit. Die eine von beiden ist schon von vornherein als die erste Zelle des neuen Individuums gekennzeichnet; es ist die weibliche Zelle oder die Eizelle. Die andere, stets von geringerer Massenentwicklung, verleiht jener nach erfolgter Vermischung mit derselben, die Kraft zu einem entwicklungsfähigen Keime sich auszubilden; es ist die männliche Zelle. Die letztere verhält sich bei den verschiedenen Pflanzen nicht übereinstimmend. Allerdings zeigen bei vielen Algen, bei sämtlichen Moosen und Gefäßkryptogamen die männlichen Zellen eine überraschende Ähnlichkeit mit denjenigen der Tiere: der Inhalt einer jeden dieser sehr kleinen Zellen



nimmt die eigenthümliche Form eines Samensadens oder Spermatozooids an, welches sich aus seiner Zelle befreit und durch selbständige fortschreitende Bewegung (S. 14) nach der Eizelle gelangt, um mit derselben zu verschmelzen und sie dadurch zu befruchten. Sehr ähnliche Gebilde sind die Spermarien vieler Pilze und Flechten, ebenfalls sehr kleine, aber in großer Zahl auftretende Zellen, welche allerdings nicht durch eigene Bewegung, sondern auf mechanischem Wege nach den weiblichen Zellen gelangen und durch Copulation mit denselben ihre befruchtende Wirkung ausüben. In vielen Fällen aber sind es keine geformten Gebilde, welche auf die Eizelle übertragen werden; vielmehr treibt die Zelle, welche hier das männliche Organ darstellt, einen schlauchartigen Fortsatz, welcher solange wächst, bis er mit der Eizelle in Berührung gelangt und dann von seinem Plasmahalte formlose Teile an die Eizelle abgiebt, sei es auf dem Wege der Diffusion durch die geschlossene Membran, sei es als eine directe Vermischung nach Auflösung der Membran an der Berührungsstelle. So sehen wir unter den Pilzen bei den Peronosporaceen und Saprolegniaceen die Eizelle durch einen Befruchtungsschlauch der männlichen Zelle (des Antheridiums) befruchtet werden. Und ganz besonders fällt unter den nämlichen Gesichtspunkt die Befruchtung aller Phanerogamen durch den Pollenschlauch, welchen Prozeß wir sogleich näher betrachten werden.

Was das unmittelbare Product der Befruchtung anlangt, so nimmt dasselbe im Entwicklungsgange der ganzen Pflanze in den einzelnen Abtheilungen des Pflanzenreiches eine sehr ungleiche Stellung ein. Bei vielen Algen und manchen Pilzen wird aus der befruchteten Eizelle unmittelbar eine Spore, die sich als Keim eines neuen Individuums von der Mutterpflanze trennt. Aber schon bei vielen Pilzen gehen aus der befruchteten weiblichen Zelle nicht direct die Keime hervor, sondern zunächst ein noch auf der Mutterpflanze sich entwickelndes Organ, ein Fruchtkörper; und dieser erst hat die Bildung der Sporen zur Aufgabe. Bei den Moosen finden wir die beiden Geschlechtsorgane, und zwar die weiblichen in Form von Archegonien, die männlichen in derjenigen von Antheridien, auf dem Moospflänzchen; aus der im Archegonium befindlichen Eizelle geht infolge der Befruchtung zunächst die Mooskapsel, also ein Fruchtkörper hervor, dessen wesentliches Product erst die zur Fortpflanzung dienenden Sporen sind, welche die reife Mooskapsel enthält. Bei den Gefäßkryptogamen sind die Geschlechtsorgane, die wieder als Archegonien und Antheridien auftreten, in die früheste Jugend der vegetativen Entwicklung der Pflanze, auf die sogenannten Vorkeime, verwiesen; und hier geht aus der befruchteten Eizelle die ganze eigentliche Pflanze (das Farnkraut, der Schachtelhalm u.) hervor, deren Entwicklung erst mit der Bildung von Sporen abschließt, welche in den Sporangien dieser Pflanzen enthalten sind und aus denen, wenn sie keimen, direct wieder neue Vorkeime sich bilden. Auf den höchsten Stufen der Abtheilung der Gefäßkryptogamen, welche den Übergang zu den Phanerogamen vermitteln, haben die Sporen schon zweierlei Charakter, indem

die einen (Makrosporen) bei der Keimung Vorkeime entwickeln, auf denen nur die weiblichen Geschlechtsorgane entstehen, die anderen (Mikrosporen) solche Vorkeime liefern, welche nur männliche Organe tragen. Bei den Phanerogamen endlich ist nur noch der weitere Schritt gethan, daß schon auf der Mutterpflanze dasjenige erfolgt, was mit der Keimung der weiblichen und männlichen Sporenarten und der Ausübung der Geschlechtsthätigkeit bei den Gefäßkryptogamen analog ist. Denn bei den Phanerogamen stellt der Embryosack, der in der Samenknospe sich befindet, das Analogon der Makrospore, die Pollenzelle dasjenige der Mikrospore der Gefäßkryptogamen dar, wie aus der näheren Beschreibung, die wir jetzt von diesen Zeugungsorganen der Phanerogamen geben wollen, näher verständlich werden wird.

Bei den Phanerogamen finden sich die Geschlechtsorgane in denjenigen besonderen Gebilden, welche wir Blüten nennen. Eine Blüte ist nichts weiter als eine Stelle im Sproßsystem der Pflanze, welche mit eigentümlich gestalteten und ausgebildeten Blättern, die eben für die Zwecke der Fortpflanzung besonders eingerichtet sein müssen, ausgestattet ist. In der Regel sind verschiedenartig metamorphosierte Blätter an der Zusammensetzung der Blüte beteiligt (Fig. 46). Als äußere Bedeckung, welche namentlich im Knospenzustande der Blüte zum Schutze dient, fungieren vielfach sogenannte Deckblätter. Diese noch zum Blütenstande, nicht zur Blüte selbst zu rechnenden Organe, zu denen besonders auch die Spelzen beim Getreide und anderen Gräsern gehören, sind kräftig gebaute, mit mechanischen Zellen (S. 19) ausgestattete und häufig auch mit grünem Assimilationsgewebe versehene Gebilde. Wo keine Deckblätter diesen Dienst leisten, wird derselbe in der Regel von dem äußeren Blattkreise der Blüte selbst versehen, der dann eine ähnliche Beschaffenheit zu haben pflegt und als Kelch — Kelchblätter — bezeichnet wird. Bei sehr vielen Pflanzen steht innerhalb des zunächst ein anderer Kreis von Blattgebilden, die sogenannten Blumenblätter, welche durch lebhaftes Farben auffallen, aber eine sehr hinfällige Beschaffenheit und gewöhnlich sehr kurze Dauer haben, indem sie nur während des Blühens

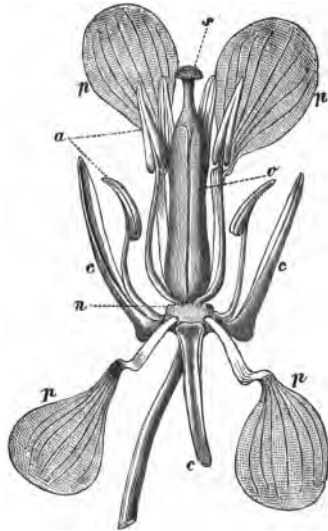


Fig. 46. Blüte des Kaps, etwas vergrößert.

ccc die Kelchblätter, das vierte hintere nicht sichtbar; pppp Blumenblätter, die beiden vorderen absichtlich herabgebogen, um die sechs Staubgefäße a, von denen vier länger sind, und den Stempel mit dem Fruchtknoten o und der Narbe s zu zeigen. n das Nectarium, d. h. die honigabsondernde Stelle im Grunde der Blüte.

in die Erscheinung treten, und welche eben nur den Zweck haben, während dieser kurzen Zeit durch ihre Farbe zu wirken, indem sie die Mittel sind, um die Insecten zum Besuche und damit zur Vermittelung der Bestäubung der Blüte (s. unten) anzulocken. Im Centrum der Blüte finden wir endlich die eigentlichen Geschlechtsorgane, und zwar die Staubgefäße als die männlichen, das Pistill oder den Stempel als das weibliche Organ. Wenn beide Geschlechtsorgane in der nämlichen Blüte vorhanden sind, stehen die Staubgefäße in bestimmter Anzahl rings um das Pistill, das letztere nimmt stets die Mitte der Blüte ein.

Die Staubgefäße oder Staubblätter (stamina) sind metamorphosierte Blattgebilde, von denen der Blattstiel in die Form eines relativ langen fadenförmigen Teiles übergegangen ist, welcher Staubfaden (filamentum) genannt wird, während die Blattfläche in den Staubbeutel oder die Anthere umgewandelt ist. Letztere ist der wesentliche Teil dieses Organes, weil sie die Pollenkörner oder den Blütenstaub enthält, d. s. diejenigen eigentümlich ausgebildeten Zellen, welche die Rolle der männlichen Zellen spielen und die

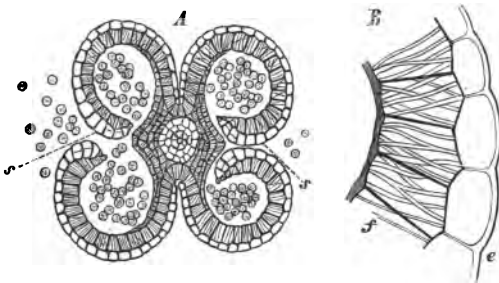


Fig. 47. Eine Anthere, im Durchschnitt.

A im Ganzen; schwach vergrößert; man sieht die beiden Antherenhälften, jede bei s durch die Spalte sich öffnend, wodurch jedesmal die beiden Pollensäcke zugleich aufgehen; einen Teil der Pollenkörner sieht man noch in den Pollensäcken liegen. Bei B ein Stück der Antherenwand, stärker vergrößert; e die Epidermis, f die Faserzellschicht.

Anthere befreit. Dieses geschieht durch einen organischen Proceß, indem eine jede Antherenhälfte in bestimmter Weise aufspringt, bei den meisten Pflanzen so, daß ein Längsspalt an der Grenze der beiden Pollensäcke sich bildet, welcher die beiden letzteren zugleich öffnet. Der Mechanismus dieses Aufspringens wird durch einen besonderen Bau der Antherenwand bewirkt. Unter der aus dünnwandigen Zellen bestehenden Epidermis befindet sich eine Schicht meist weiterer Zellen, deren Membranen mit spiralförmigen oder ringförmigen Verdickungsfasern ausgestattet sind. Wenn nun die reife Anthere austrocknet, so ziehen sich diese beiden Zellschichten

Befruchtung der Blüte vermitteln. Wenn wir eine reife Anthere quer durchschneiden, so läßt sie in der Regel zwei neben einander liegende einander gleiche Hälften erkennen, und jede derselben besteht wieder aus zwei sogenannten Pollensäcken, d. s. zwei Kammern, welche mit zahlreichen Pollenkörnern erfüllt sind (Fig. 47). Die letzteren stellen im reifen Zustande eine lockere staubförmige Masse von meist gelber Farbe dar, welche sich von selbst aus der reifen

wegen ihrer verschiedenen Hygroscopicität ungleich zusammen, und zwar die Epidermis stärker als die Faserzellschicht, so daß die Antherenwand sich nach außen concav krümmen muß und so das Fach öffnet. Bei Verhinderung des Austrocknens der Antherenwand, also bei längerem Regenwetter, wird das Aufspringen der Antheren und daher die Befruchtung der Blüten vereitelt. Die Entwicklung der Pollenkörner beginnt schon lange vor dem Ausblühen der Blütenknospen. In einer sehr jungen Anthere finden wir an den Stellen, wo später die vier Pollensäcke liegen, eine Gruppe größerer runder, mit dichterem Protoplasma und mit Zellkern versehener Zellen, die Urmutterzellen des Pollens (Fig. 48). Jede derselben läßt ihren Inhalt in vier durch Scheidewände sich trennende, mit je einem neuen Zellkern versehene Teile zerfallen, welche man die vier Specialmutterzellen des Pollens nennt. Der Inhalt einer jeden Specialmutterzelle ist der Anfang der jungen Pollenzelle; dieser Protoplasmakörper umkleidet sich

mit einer neuen Zellhaut, aus der sich allmählich die Membran der fertigen Pollenzelle entwickelt. Dadurch, daß schließlich die Membranen der Mutterzellen aufgelöst werden und verschwinden, kommt die Isolierung der einzelnen Pollenzellen zu einer staubartigen Masse zu stande. In der fertigen Pollenzelle befindet sich ein dichtes, körniges Protoplasma, welches oft mit Stärkekörnchen und Öltröpfchen gemengt ist; die auffallendsten Eigentümlichkeiten

aber zeigt die Membran; diese stehen augenscheinlich in der innigsten Beziehung zu der eigenartigen Rolle, welche diese Zellen spielen. Die Bildungen, denen wir hier begegnen, sind im Pflanzenreiche äußerst mannigfaltig (vgl. Fig. 49), aber für jede ihrer Specialmutterzellen heraus. Stärker vergrößert Species unveränderlich, so daß als A und B.

man bis zu gewissem Grade an dem Pollen erkennen kann, von welcher Pflanze er stammt. Die Membran der Pollenzelle besteht aus der äußeren Pollenhaut oder Exine, d. i. die äußerste cuticularisierte (S. 174), gewöhnlich gelb gefärbte Schicht. Dieselbe ist meist nach außen verdickt in Form von Warzen, Stacheln, Leisten, Rämmen u. s. w., wodurch die Pollenkörner oft eine regelmäßige Sculp-

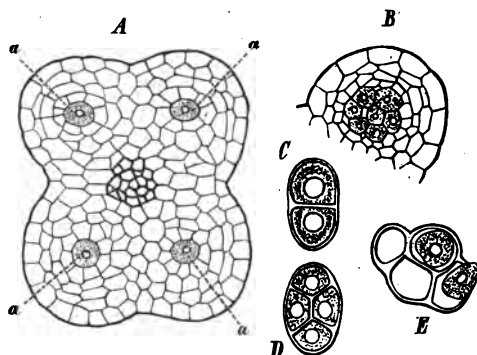


Fig. 48. Entstehung der Pollenkörner.

A Durchschnitt durch eine ganz junge Anthere, welche an den Stellen, wo später die 4 Pollensäcke liegen, bei a a a a je eine Urmutterzelle des Pollens zeigt. Bei B ein Pollensack in späterem Stadium, wo aus der ursprünglich einen mehrere Urmutterzellen entstanden sind. C—E zeigt die Entwicklung der 4 Specialmutterzellen aus einer Urmutterzelle durch allmähliche Teilung. Bei E lösen sich bereits die jungen noch unfertigen Pollenzellen aus ihren Specialmutterzellen heraus. Stärker vergrößert

tur an ihrer Oberfläche erhalten. Oft hängt auch der Oberfläche etwas einer harzartigen Substanz an, welche den Pollen klebrig macht. Unterhalb der Exine liegt die innere Pollenhaut oder Intine, welche nicht cuticularisiert ist

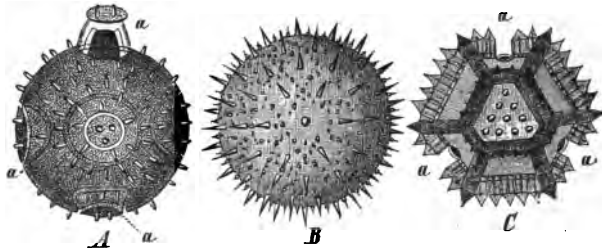


Fig. 49. Pollenkörner, stark vergrößert.

A vom Kürbis, bei aaa mit mehreren Austrittsstellen für den Pollenschlauch, über welchen die Exine bedelförmig sich abhebt. B von *Althaea rosea*, mit stacheliger Exine und vielen punktförmigen Austrittsstellen. C von *Tragopogon*, mit kammförmigen Verdickungsleisten der Exine und bei aaa mit drei Austrittsstellen.

und aus Cellulose besteht. An gewissen Stellen bemerken wir die vorgebildeten Austrittsstellen des bei der Befruchtung entstehenden Pollenschlauches (s. unten). Hier ist die Exine dünner oder in Form eines Loches unterbrochen, während die Intine an den betreffenden Punkten oft warzenförmig nach innen oder nach außen verdickt ist.

Der Stempel oder das Pistill, das weibliche Organ der Blüte, ist ebenfalls aus metamorphosierten Blättern, den Fruchtblättern oder Carpellern aufgebaut, im besondern wiederum in den mannigfaltigsten, für die einzelnen Pflanzengattungen charakteristischen Formen. Gleichbleibend aber ist überall, daß man an jedem Pistill zwei oder drei wesentliche Teile unterscheiden kann: erstens den Fruchtknoten (ovarium), d. i. der untere voluminöseste Teil, welcher später zu Frucht heranwächst; er schließt eine einfache oder durch Scheidewandbildung mehrfächerige Höhlung ein, in welcher sich die Samenknospen (ovula) befinden; zweitens die Narbe (stigma), ein den obersten Teil des Stempels einnehmendes mannigfaltig gestaltetes Gebilde, welches zum Auffangen des Pollens bestimmt ist und zu diesem Zwecke mit den sogenannten Narbenpapillen, d. s. haar- oder papillenförmig ausgewachsene Epidermiszellen, bekleidet und häufig noch durch einen secernierten Saft, die Narbenfeuchtigkeit, klebrig gemacht wird. Seltener sitzt die Narbe dem Fruchtknoten unmittelbar auf, meist befindet sie sich am Ende eines vom Fruchtknoten getragenen dritten Teiles, des Griffels, d. i. ein langes fadenförmiges Organ, welches von dem Griffelkanal durchzogen ist; in diesem wachsen die Pollenschläuche der auf der Narbe gekleimten Pollenkörner nach der Fruchtknotenhöhle herunter, um zu den Samenknospen zu gelangen.

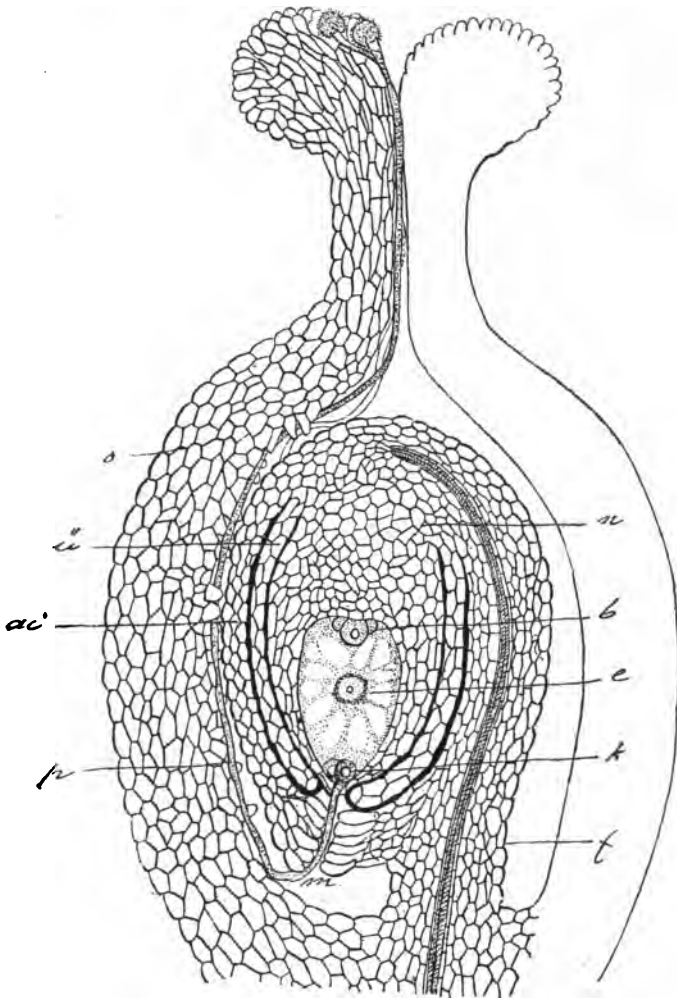


Fig. 50. Schematische Darstellung des Fruchtknotens und der Samentknospe im Augenblicke der Befruchtung.

o der Fruchtknoten, der nach oben in den Griffel g und endlich in die Narbe sich fortsetzt, auf welcher 2 Pollenkörner liegen, welche geklemt sind und den Pollenschlauch p durch den Griffelkanal zur Samentknospe getrieben haben. Letztere zeigt bei f den von einem Fibrovasalstrange durchsetzten Funiculus, welcher an den nach unten umgewendeten Knospentern n angewachsen ist (anatrophe Samentknospe); ai äußeres, ii inneres Integument; m die Mikropyle, in welche der Pollenschlauch eingebrungen

ist bis zum Embryosack e, in welchem bei k die Keimbläschen liegen; l die sogenannten Gegenfüßler am anderen Ende des Embryosackes, den Keimbläschen ähnliche Zellen, die aber nicht befruchtet werden.

Die Samenknospen sind die Anfänge der späteren Samen; wir finden sie schon zur Blütezeit im Fruchtknoten als sehr kleine, rundliche helle Körperchen. Es giebt Pflanzen, wo der Fruchtknoten nur eine einzige Samenknospe einschließt, und wo dementsprechend später die Frucht nur einen einzigen Samen enthält, wie beim Getreide, beim Buchweizen, bei den Compositen zc. Andere Pflanzen enthalten zahlreiche Samenknospen im Fruchtknoten; sie bringen daher auch vielkörnige Früchte, z. B. alle Pflanzen mit Kapsel Früchten, wie Mohn, die meisten Cruciferen, Leguminosen zc. Die Samenknospen zeigen in ihren Gestaltsverhältnissen je nach Pflanzenfamilien gewisse Verschiedenheiten; überall aber lassen sich folgende Teile wahrnehmen (Fig. 50): 1. der Nabelstrang (funiculus), ein kurzer, stiel förmiger Teil, welcher die Samenknospe trägt, ihr die Nahrung zuleitet und auch einen dünnen Fibrovasalstrang besitzt, welcher aus dem Fruchtknoten in die Samenknospe eintritt. 2. Der Eikern oder Knospenkern, d. i. der eigentliche Körper der Samenknospe, welcher umgeben wird von 3. der Eihülle (integumentum), die einfach oder doppelt ist und ein kleinzelliges scheidenförmiges Gebilde darstellt, welches den Eikern vom Grunde aus umwächst, jedoch so, daß auf dem Scheitel desselben eine Stelle, der Keimmund (micropyle), frei bleibt. Schon vor der Befruchtung erreicht eine der Zellen im Innern des Eikerns beträchtliche Größe; sie heißt der Embryosack; derselbe nimmt bald den größten Teil des Eikernes ein. Im Embryosack entstehen frühzeitig zwei oder drei rundliche Zellen, die Eizellen oder Keimbläschen. Diese nehmen die gegen die Mikropyle gekehrte Gegend des Embryosackes ein, und sie sind es, welche die Befruchtung durch die männlichen Zellen, d. h. durch den Pollen empfangen. Wenn nämlich die Pollenkörner auf Zuckerlösung u. dergl. gelangen, so keimen sie, indem sie einen langen Schlauch treiben, in dessen Innern der Inhalt der Pollenzelle mit vorwärts rückt. Dieser Pollenschlauch entsteht daher auch, wenn Pollen auf die Narbe des Pistills gelangt ist, und bahnt sich von hier seinen Weg durch den Griffel nach der Fruchtknotenöhle, wo er in die Mikropyle einer Samenknospe eintritt und bis zum Embryosack vorwärts bringt. Bei dem hier stattfindenden Zusammentreffen der Spitze des Pollenschlauches mit den Keimbläschen erfolgt die Befruchtung; wahrscheinlich lösen sich die trennenden Membranteile der betreffenden Zellen auf; ein Teil des im Ende des Pollenschlauches enthaltenen Plasmas vermischt sich mit demjenigen des nächstangrenzenden der beiden Keimbläschen und dieses mit dem des fernerliegenden; das letztere ist immer das befruchtete, die eigentliche Eizelle. Es ist beobachtet worden, daß dabei der Zellkern des Pollenschlauches in die Eizelle einbringt und mit deren Kern verschmilzt. Aus der Eizelle geht dann unter weiterem Wachstum und weiteren Zellteilungen zunächst ein rundlicher kleinzelliger Körper, das Embryofügelchen, hervor; das letz-

tere gestaltet sich dann unmittelbar zum Keimling oder Embryo aus, welcher im reifen Samen als die Anlage der künftigen Pflanze zu finden ist. Während dieser Umwandlungen wächst und verändert sich auch die Samenknoſpe und wird dadurch zum Samen. Die wichtigsten dieser Veränderungen beſtehen darin, daß der bedeutend vergrößerte Embryoſack durch freie Zellbildung ſich mit zahlreichen Zellen erfüllt, die das als Endosperm bezeichnete Gewebe darſtellen, und daß die äußeren Zellſchichten der Samenknoſpe zur Samenschale ſich entwickeln. Das Endosperm erfüllt ſeine Zellen mit den für die erſte Ernährung des Embryo bei der Keimung nötigen Reſervenährſtoffen (S. 155); da es das Nährgewebe des Embryo darſtellt, ſo umgibt es immer den letzteren oder liegt ihm wenigſtens von einer Seite her unmittelbar an. Bei denjenigen Pflanzen, wo der Embryo ſeine beiden Keimblätter zu voluminöſen Organen entwickelt, übernehmen dieſe die Aufſpeicherung der Reſerveſtoffe und das Endosperm fehlt. Die Samenschale beſteht aus mehreren Schichten verſchiedenartiger Zellen, welche theils zum Schutze des Samens gegen Druck, theils auch zur Imbibition von Waſſer bei der Keimung dienen. Während der Reifung der Samen zeigt auch der Fruchtknoten ein bedeutendes Waclistum und weitere Ausbildung, wodurch er zur Frucht wird.

Alle die Veränderungen, welche den Fruchtknoten zur Frucht und die Samenknoſpen zu den Samen ausbilden, ſind bedingt durch die ſtattgehabte Befruchtung der Samenknoſpen durch die Pollenſchläuche. Dieſe hat wieder zur Vorausſetzung, daß Beſtäubung ſtattfindet, d. h. daß der Pollen thatſächlich auf die Narbe gelangt. Verhindert man durch künstliche Mittel, daß Blütenſtaub auf die Narbe kommt, ſo bringt die Blüte auch nicht Frucht und Samen, der Fruchtknoten ſamt den Samenknoſpen verkümmern. Um die Beſtäubung ſicher und erfolgreich herbeizuführen, beſitzt die Natur verſchiedene ſehr zweckmäßige Einrichtungen. Bei vielen Pflanzen muß nämlich der Pollen bis zu ſeinem Ziele einen ziemlich weiten Weg zurücklegen, indem die Pflanzen eingeglechtige Blüten haben, wo alſo eine Blüte immer nur eins der beiden Geſchlechtsorgane beſitzt, der Blütenſtaub alſo von der männlichen nach der weiblichen Blüte gelangen muß. Am weitesten iſt dieſer Weg bei den zweihäuſigen (diöciſchen) Pflanzen, wo jedes Individuum immer nur ein einziges Geſchlecht trägt, wo es alſo männliche und weibliche Pflanzen giebt, wie z. B. beim Hanf, Hopfen, bei den Weiden und Pappeln. Die übrigen Pflanzen mit eingeglechtigen Blüten haben beide Blütenarten auf demſelben Individuum und heißen deſhalb einhäuſig (monöciſch); aber dann ſind gewöhnlich männliche und weibliche Blüten auf beſondere Blütenſtände getrennt, wie beim Mais, bei den Coniferen, Birken, Erlen, Haſeln, Buchen, Eichen zc. Die Mehrzahl der Pflanzen hat allerdings Zwitterblüten (hermaphrodite Blüten), wo in derſelben Blüte Staubgefäße und Piſtille vereinigt ſind. Allein auch hier iſt meiſt durch eigentümliche Einrichtungen die Selbſtbefruchtung der Blüte ausgeſchloſſen oder erſchwert und die Kreuzung einer Blüte durch eine andere er-



folgreich. Denn erstens kann bei manchen Pflanzen der Pollen gar nicht von selbst auf die Narbe der eigenen Blüte gelangen, wie bei den Orchideen und Asclepiadeen, wo die zusammenhängenden Pollenmassen wegen ihrer klebrigen Drüsen von den die Blüten besuchenden Insecten beim Verlassen der Blüte, aus den Antheren herausgezogen und dann auf andere Blüten verschleppt werden. Zweitens wird die Selbstbefruchtung der Blüten durch das Verhältnis der Dichogamie vereitelt, wo die beiden Geschlechter in der Blüte zu verschiedenen Zeiten geschlechtsreif werden, indem bald die Staubgefäße ihren Pollen früher entleeren, als die Narbe derselben Blüte ihre empfängnisfähige Ausbildung erreicht hat, was man protandrisch nennt, bald das umgekehrte der Fall ist, was als protogynisch bezeichnet wird, so daß im ersteren Falle immer eine jüngere Blüte eine ältere befruchten muß, im zweiten Falle das Umgekehrte stattfindet. Malvaceen, Geraniaceen, Umbelliferen, Compositen sind protandrische, Juncaceen, manche Gramineen protogynische Dichogamen. Bei manchen Pflanzen, wie bei *Linum*, *Primula*, *Pulmonaria*, wird Wechselbefruchtung der Blüten durch das Verhältnis des Dimorphismus der Blüten bedingt. Hier treten die Zwitterblüten in zwei verschiedenen Formen auf: an dem einen Individuum finden sich lauter Blüten mit langen herausragenden Griffeln, an anderen Individuen lauter solche mit kurzen in der Blüte verborgenen Griffeln; dabei befinden sich in der langgriffeligen Form die Antheren in derselben Höhe, wie die Narben der kurzgriffeligen Blüten und ebenso in den kurzgriffeligen Blüten in derjenigen Höhe, in welcher die Narben in den langgriffeligen Blüten stehen. Diese Einrichtung hat nun die Bedeutung, daß durch die die Blüten besuchenden Insecten Pollen von langgriffeligen Blüten auf die Narbe kurzgriffeliger und umgekehrt solcher von kurzgriffeligen auf die Narbe langgriffeliger übertragen wird. In der That haben künstliche Bestäubungsversuche gezeigt, daß, wenn eine solche Blüte mit ihrem eigenen oder mit demjenigen einer anderen gleichartigen Blüte bestäubt wird (illegitime Verbindung), entweder keine oder ungewöhnlich wenige Samen entwickelt werden, während nach Kreuzung beiderlei Blütenarten (legitime Verbindung) der Erfolg sicherer und viel productiver ist. Überhaupt hat sich ergeben, daß bei Kreuzung der Blüten, namentlich zwischen Blüten verschiedener Individuen derselben Art der meiste und keimkräftigste Samen, sowie kräftigere und widerstandsfähigere Pflanzen zustande kommen. Indessen ist sicher, daß manche Pflanzen auch bei Selbstbestäubung guten und keimfähigen Samen liefern, wie besonders bei den Cruciferen. Die Uebertragung des Pollens von einer Blüte auf die Narbe einer anderen kann man künstlich z. B. mittels eines Haarpinsels ausführen. In der Natur erfolgt sie durch verschiedene Mittel, wonach wir bei den Landpflanzen Tierblütler und Windblütler unterscheiden. Bei jenen sind es Tiere, besonders Insecten, welche indem sie die Blüten besuchen, zugleich den Pollen von einer zur anderen übertragen. Diese Tiere sind dabei willenlose Werkzeuge. Sie werden angelockt durch den Honig,

welcher in allen diesen Blüten von den sogenannten Nectarien (Fig. 46) secretiert wird (S. 167) und also die Bedeutung einer Lockspeise für die Bestäubungsvermittler hat. Um diese Blüten für ihre Besucher auch aus der Entfernung kenntlich zu machen, bedient sich die Natur verschiedener Mittel: das gewöhnlichste sind die lebhaften weithin leuchtenden Farben, welche den Blüten aller Insectenblütler eigen sind; außerdem auch der Wohlgeruch der Blüten, durch den wahrscheinlich die Insecten ebenfalls zum Besuche eingeladen werden. Es ist bedeutungsvoll, daß diejenigen Blüten, welche nicht durch Insecten bestäubt werden, auch der lebhaften Farben und der Wohlgerüche entbehren. Im Bau der Blüte, sowie in der Stellung und Form der einzelnen Blütenteile zeigen überdies die durch Insectenhülfe sich bestäubenden Blüten eine Fülle interessanter Einrichtungen, welche darauf berechnet sind, daß gerade durch diejenigen bestimmten Insecten, welche die betreffenden Blüten hauptsächlich zu besuchen pflegen, die Übertragung des Pollens auf die Narben sicher erfolgen muß. Im Näheren gehört die Schilderung dieser Verhältnisse in die Morphologie der Blüten. Der Pollen selbst ist bei den Insectenblütlern durch die Verdickungen der Exine (S. 217) rauh und außerdem durch harzige Secrete klebrig, wodurch er den Körperteilen der Blütenbesucher überaus leicht anhaftet. Bei den Windblütlern wird der Blütenstaub durch die Luft übertragen. Hier fehlen die lebhaften Blütenfarben; die Narben sind hier in der Regel weit in die Luft vorgestreckt und die Antheren schütten den Pollen, der hier glatt und leicht verstäubbar ist, meist auch in besonders großer Menge producirt wird, wie ein Staubwölkchen in die Luft aus. Die meisten Gramineen, die Coniferen, Cupuliferen, Betulaceen, Urticaceen u. werden auf diese Weise bestäubt. Indessen ist bei den verschiedenen Getreidearten auch Selbstbestäubung der Blüten wirksam. Beim Roggen, dessen Antheren zur Zeit, wo sie aufspringen, weit aus den Spelzen heraushängen, ist die Kreuzung der Blüten die gewöhnliche Regel und giebt den besten Erfolg. Beim Weizen und Hafer öffnen sich zwar die Spelzen auch, aber die Antheren plagen hier schon vor dem Hervortreten, und die Selbstbestäubung erzielt hier auch vollkommene Fruchtbarkeit. Die Gerste öffnet meist die Spelzen gar nicht oder wenig, und Selbstbestäubung ist hier die Regel. Der Umstand, daß bei den Windblütlern zur Blütezeit entweder die Staubfäden, wie bei den Gramineen, oder die Stielchen der Ährchen, wie bei manchen Gräsern, oder die Spindel des männlichen Käßchens, wie bei den Cupuliferen und Betulaceen, sehr dünn sind und durch den leisesten Luftzug in zitternde Bewegung versetzt werden, befördert das Ausschütten des Pollens aus den Antheren. Bei manchen Urticaceen wird durch eine schnellende Bewegung, in welche die in der Blüte anfangs eingeklemmten Staubfäden plötzlich geraten, der Blütenstaub in die Luft fortgeschleudert. Der Pollen der Windblütler ist auch von ziemlich geringer Schwere und wird daher leicht durch die Luft fortgeweht („Schwefelregen“ durch den Blütenstaub der Kiefernwälder). Doch wird bisweilen auch schon durch die Stellung des weiblichen Blütenstandes gerade

unterhalb des männlichen, die Bestäubung durch herunterfallenden Pollen befördert, wie beim Mais und Rohrkolben.

Das Lebensalter der geschlechtlichen Reife, d. h. den Zeitpunkt, wo sie zur Blüte kommen, erreichen die verschiedenen Pflanzen zu ungleichen Zeiten. Die einjährigen Gewächse blühen natürlich nur ein einziges Mal, eben schon in der ersten und einzigen Vegetationsperiode, welche ihr Leben umfaßt, wie wir es an allen unseren Sommerfrüchten, ebenso auch an den Winterfrüchten kennen. Die mehrjährigen Pflanzen bringen gewöhnlich erst, wenn sie ein oder mehrere Jahre alt sind, zum ersten Male Blüten, wiewohl z. B. der Kottlee, die Luzerne, Esparsette und andere perennierende Leguminosen, welche meist viele Jahre alt werden, schon im ersten Jahre blühen. Besonders müssen die Holzpflanzen ein höheres Alter erreichen, ehe sie zum ersten Male blühen; es ist dies durchschnittlich bei Fichten im 50., bei Weisstannen im 30., bei Kiefern im 15. bis 20., bei Lärchen im 15., bei Eichen im 60., bei Rotbuchen im 40. bis 50., bei Hainbuchen im 20., bei Haseln im 10., bei Birken im 10. bis 12., bei Erlen im 15. bis 20., bei Ulmen im 40., bei Linden im 25. bis 30., bei Ahorn im 25. bis 30., bei Eschen im 25. Jahre nach der Keimung der Fall. Im allgemeinen pflegen die mehrjährigen Pflanzen vom Zeitpunkte ihrer Blühbarkeit an unter günstigen Umständen jedes Jahr zu blühen. Wenigstens ist dies bei den perennierenden Kräutern die gewöhnliche Regel. Doch bestehen bei manchen Holzpflanzen periodische Schwankungen, indem während einer Reihe von Jahren die Blütenbildung ausbleibt oder einen weit geringeren Erfolg hat, wie es besonders bei der Rotbuche auffallend ist. Die Agave-Arten, besonders die sogenannte hundertjährige Aloe, *Agave americana*, blühen erst im hohen Alter, aber nur ein einziges Mal, indem nach erfolgtem Blühen das ganze Gewächs regelmäßig abstirbt.

## 2. Der Keimungsproceß.

Aus den Sporen der Kryptogamen und aus den Samen der Phanerogamen entwickeln sich unter den geeigneten Bedingungen neue Pflanzen. Die Sporen beginnen zu wachsen, indem sie einen Keimschlauch treiben, welcher sich weiter zur jungen Pflanze entwickelt. Bei den Samen ist es der in denselben eingeschlossene Keimling, welcher durch lebhaftes Wachstum sich vergrößert und aus der Samenschale sich befreit, um sogleich zu einem kleinen im Boden wurzelnden Pflänzchen, dem Keimpflänzchen, zu erstarken. Wir nennen diesen Proceß die Keimung und haben dabei mehrere Vorgänge zu unterscheiden. Die Keimung eines jeden Samens beginnt mit der Quellung desselben, welche darin besteht, daß der Samen Wasser in sich aufnimmt, wodurch sein Wassergehalt, der im ruhenden lufttrocknen Zustande sehr gering ist, bedeutend zunimmt. Bei manchen Samen, besonders bei denjenigen der Leguminosen, ist damit auch eine ansehnliche Volumenvergrößerung verbunden, während viele andere Samen dadurch nicht merklich aufquellen. Das Wasser dringt durch die Samenschale



Fig. 51. Keimung der Dicotylen.

I. *Lein*. A erstes Stadium, wo das Würlzelchen soeben aus dem Samen hervorgewachsen ist. B späteres Stadium, wo das Würlzelchen tiefer eingedrungen ist, und das epicotyle Stengelglied oberhalb r sich bedeutend verlängert hat, wodurch die beiden Cotyledonen mit der Samenschale, die eben abgestreift wird, über den Erdboden hervorgetreten sind. C noch späterer Zustand, wo sich die Cotyledonen vollständig ausgebreitet haben als grüne Blätter, und die Stengelknospe oder Plumula p sich zu entwickeln beginnt.

II. *Ackerbohne*. A erstes Stadium, wo das Würlzelchen soeben hervorstößt. B späteres Stadium, wo das Würlzelchen schon weiter erstarrt ist, und die Stengelknospe oder Plumula p allein über die Erde hervortritt, indem die beiden Cotyledonen bei c mit dem Samen unterirdisch bleiben, weil hier nicht das zwischen r und c liegende hypocotyle Stengelglied, sondern das oberhalb c liegende epicotyle Glied sich in die Länge streckt.

ein; die sehr ungleiche Schnelligkeit, mit der das geschieht, hängt ohne Zweifel mit der besonderen Beschaffenheit der Samenschale zusammen. Häufig ist in derselben eine besondere Quellschicht zu unterscheiden, welche oft aus prismatischen, mit dem langen Durchmesser senkrecht zur Samenoberfläche stehenden, sehr dickwandigen und stark quellbaren Zellen besteht; bald ist es die Epidermis, bald eine tiefer gelegene Zellschicht, welche diese Ausbildung angenommen hat. Aber auch dann wird durch die für Wasser schwer durchbringbare Cuticula des Samens, wenn sie unverletzt ist, die Quellung oft sehr verzögert, wie z. B. bei Lupinen und anderen Leguminosen; darum gehen diese Samen nur dann, wenn sie geritzt worden sind, gleichmäßig in kurzer Zeit auf. Zuerst wächst stets das Würzelchen des Embryo die Samenschale sprengend aus dem Samen hervor und vertieft sich, da es positiv geotropisch ist (S. 57), in den Boden. Erst nachdem die Wurzelbildung eine gewisse Erstarkung gewonnen hat, beginnt die Stengelknospe, die sogenannte Plumula, aus dem Samen hervorzukommen und wendet sich negativ geotropisch nach oben. Die speciellen Verschiedenheiten, welche die Form der Keimung zeigt, hängen vorzüglich davon ab, in welchem Teile des Samens die für die erste Ernährung des Keimpflänzchens bestimmten Reservennährstoffe (S. 155) enthalten sind. Die letzteren sind nun bei vielen Dicotylen in den beiden Samenblättern (Cotyledonen) niedergelegt. Dieses sind die beiden ersten Blätter des Keimstengels. Wenn sie die Reservestoffe enthalten, so zeigen sie ein zweifaches Verhalten (Fig. 51). Entweder bleiben sie bei der Keimung im Samen stecken und mit demselben unterirdisch (hypogäe Keimung); dann ist es das über den Cotyledonen befindliche Stück des Keimstengels, das epicotyle Glied, welches bei der Keimung sogleich sich stark verlängert und die Stengelknospe über die Erde emporhebt; so keimen die Erbsen, Wicken, Ackerbohnen. Oder die Cotyledonen kommen über der Erde zum Vorschein, indem umgekehrt das unter denselben befindliche Stück des Keimstengels, das hypocotyle Glied, durch starkes Längenwachstum sich aus dem Boden hervorstreckt (epigäe Keimung); in diesem Falle streifen die Cotyledonen die Samenschale sehr bald ab und entfalten sich nachdem sie ihre Reservestoffe abgegeben haben, als blattartige grün werdende Organe, die in diesem Zustande eine neue Function übernehmen, nämlich die ersten Assimilationsorgane des Keimpflänzchens darstellen, während die hypogäen Cotyledonen stets dicke fleischige, aber nicht grüne Gebilde sind, welche absterben, sobald ihre Reservestoffe verbraucht sind. Mit epigäen Cotyledonen keimen die meisten Dicotylen, z. B. alle Cruciferen, der Fein, der Klee, die Lupinen etc. Bei denjenigen Pflanzen, wo die Reservennährstoffe nicht im Keimling selbst, sondern in dem Endosperm (S. 155) abgelagert sind, werden dieselben während der Keimung von den Cotyledonen aus dem Endosperm ausgesogen. Hier erfolgt die Keimung auch mit epigäen Cotyledonen, aber die letzteren bleiben solange in dem Endosperm und in der Samenschale stecken, bis jenes ausgesogen ist; dann streifen auch sie die Samenschale ab und entfalten sich als grüne assimilierende Blattorgane. Dieses Verhältnis bieten der Buchweizen, die Runkel-

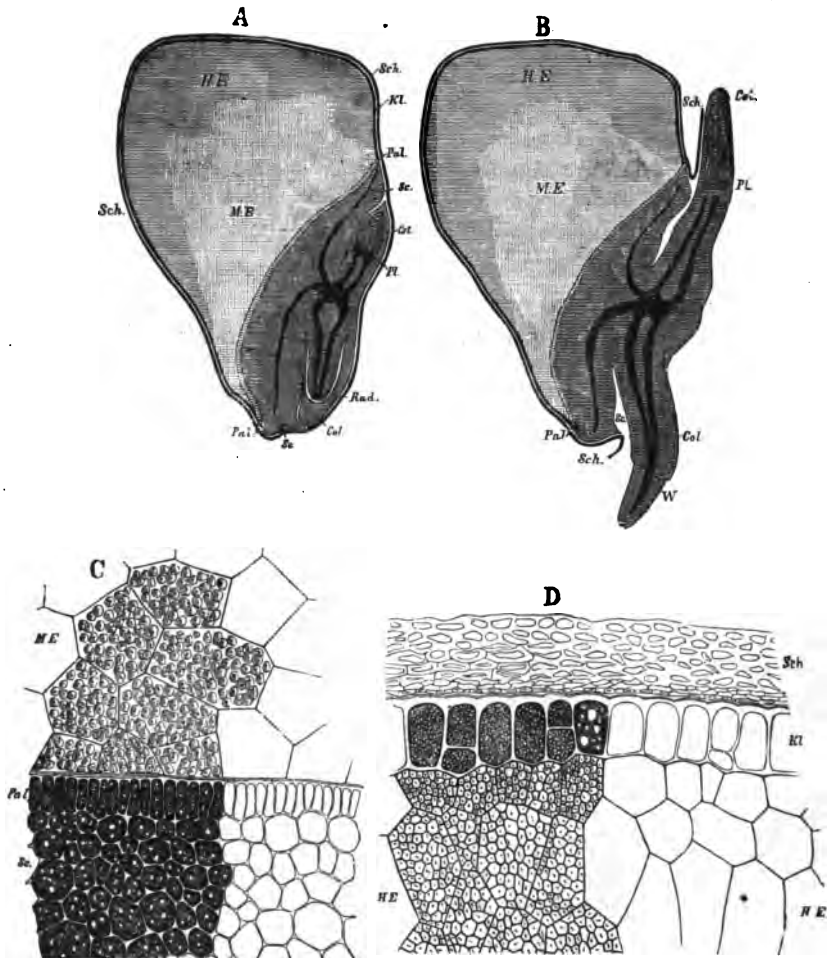


Fig. 52. Keimung des Mais.

A Maiskorn im ungekeimten, B im keimenden Zustande, durchschnitten. Sch die Schale, ME (mehliges) und HE (horniges oder glasiges) Endosperm; an der rechten Seite der Keimling, bestehend aus dem Saugorgan oder Schildchen Sc, der von dem scheidenförmigen Cotyledon Cot umhüllten Plumula Pl und dem von der Coleorhiza Col umgebenen Wurzelschen Rad, welches bei der Keimung aus der Coleorhiza hervorstößt (W). 8mal vergrößert.

C eine Stelle, wo das Schildchen Sc an das Endosperm ME angrenzt. Die Zellen des letzteren sind ganz mit Stärkekörnern erfüllt, die hier locker angehäuft liegen, daher eine mehligte Beschaffenheit hervorbringen. Das Schildchen besteht aus kleineren,

reich mit Protoplasma und Öltröpfchen erfüllten Zellen. Seine Function, die Stoffe aus dem Endosperm aufzusaugen, zeigt sich auch in der eigenthümlichen palissadenförmigen Gestalt derjenigen Zellen, mit denen es an das Endosperm angrenzt (Pal). Stärker vergrößert.

D. äußere Partie des Endosperms. Die an die Schale Sch angrenzende äußere Zellschicht des Endosperms, die sogenannte Kleberschicht (Kl), enthält keine Stärkekörner, sondern nur mit N gemengte Eiweißmassen. Darunter beginnt erst das mit Stärkemehl erfüllte Gewebe, welches an dieser Stelle die Stärkekörnchen innerhalb der Zellen an einander gepreßt und verklebt zeigt, wodurch die glasige Beschaffenheit des Endosperms bedingt wird. Ebenso stark vergrößert.

(Frank u. Eschsch, Wandtafeln IV.)

rüben, der Mohn, die Umbelliferen zc. dar. Bei den Monocotylen (Fig. 52), wo nur ein einziges Samenblatt vorhanden ist, welches scheidenförmig die Stengelknospe umgiebt, und wo die Reservestoffe ebenfalls in einem Endosperm niedergelegt sind, besitzt der Embryo meistens ein besonderes Saugorgan, welches ihm die Reservestoffe aus dem Endosperm zuführt. Dieses ist besonders in den Getreidekörnern, überhaupt bei allen Gramineen zu finden. Es wird als Schildchen (scutellum) bezeichnet und stellt einen scheiben- oder schildförmigen Anhang auf dem Rücken des Embryo dar. Der letztere befindet sich hier seitlich am Grunde des Endosperms und liegt mit seinem Schildchen demselben unmittelbar an. Bei der Keimung wachsen sowohl die Wurzeln als auch das Stengelchen aus dem Getreidekorne hervor, aber mit dem Schildchen bleibt der Keimling in dem Korne auf dem Endosperm sitzen, und alle Stoffe des letzteren werden durch Vermittelung dieses Saugorganes dem Keimpflänzchen zugeführt. Das Schildchen ist aus parenchymatischen, plasmareichen Zellen zusammengesetzt, in denen während der Keimung ein lebhafter Stoffverkehr stattfindet. Das Endosperm aller Samen erscheint nach vollendeter Keimung entleert und zusammengeschrumpft.

Alle Keime der Pflanzen, die Sporen sowohl wie die Samen, treten, sobald sie ihre Reife erlangt und sich von der Mutterpflanze getrennt haben, in der Regel in einen Ruhezustand, in welchem keinerlei Veränderungen an ihnen wahrgenommen werden und sie auch nicht der Lebensbedingungen wachsender Pflanzen bedürfen. Man nennt diesen Zustand die Keimruhe. Aus dieser werden die Sporen und Samen erweckt und zur Keimung angeregt, wenn sie unter die Bedingungen der Keimung gebracht werden, denn im allgemeinen lassen sich die Samen nur dadurch in der Keimruhe erhalten, daß man sie vor den Keimbedingungen, vor allen Dingen vor Feuchtigkeit bewahrt. Das Vermögen, aus der Keimruhe zum Keimen zu erwachen, nennt man die Keimkraft oder Keimfähigkeit. Sie kann durch ungünstige äußere Einflüsse vorzeitig zerstört werden. Aber auch unter normalen Verhältnissen erhält sie sich ungleich lange und jedenfalls nicht in unbeschränkter Dauer. Im Allgemeinen keimen Sporen und Samen im ersten Jahre am sichersten; in den nächstfolgenden

Jahren vermindert sich die Keimkraft, erst langsam, dann sehr rasch, indem immer weniger Samen aufgehen (sehr deutlich beim Klee, bei den meisten Gehölzsamen). Sicher aber ist, daß die Samen vieler Pflanzen bei Aufbewahrung unter sehr gleichbleibenden günstigen Verhältnissen ihre Keimfähigkeit sehr lange behalten können. Es ist vielfach durch glaubwürdige Berichte und Untersuchungen nachgewiesen, daß Samen von mehrhundertjährigem Alter noch gekeimt haben. Die Keimungsbedingungen, die also vereinigt gegeben sein müssen, wenn Samen zur Keimung kommen sollen, erstrecken sich auf die Anwesenheit von Wasser, von Sauerstoff, da derselbe zur Atmung (S. 280) nötig ist, und auf einen gewissen Temperaturgrad, den wir oben als Bedingung des Wachstums (S. 40) kennen gelernt haben. Auch hat man beobachtet, daß manche Samen, z. B. Hanf, Raps, Hafer, Fioringras, im Dunkeln schneller keimen als im Lichte. Die Keimdauer oder die Geschwindigkeit, mit welcher die Keimung erfolgt, ist bei den einzelnen Pflanzen ungleich, auch wenn die Samen sich alle unter gleichen Bedingungen befinden. Eine genaue Angabe der Keimdauer nach Tagen ist allerdings unthunlich, eben weil äußere Factoren einen bedeutenden Einfluß ausüben, und weil von einer größeren Anzahl ausgesäeter Samen einer Pflanze niemals alle gleichzeitig aufgehen. Doch sind als besonders schnell keimend bekannt die Cruciferen und die Gramineen, welche in 2 bis 8 Tagen keimen, während z. B. beim Mohn, bei der Petersilie und anderen Umbelliferen ca. 14 Tage vergehen; Ricinus keimt erst nach 26 Tagen. Auch die Samen der Holzpflanzen keimen meist langsam; einige, wie Hainbuche und Esche liegen sogar über, d. h. sie keimen nicht im ersten, sondern erst im zweiten Frühjahr nach der Aussaat.

### III. Das Verhältniß der Nachkommen zu den Eltern.

Auch im Pflanzenreiche ist es ein allgemeines Gesetz, daß die aus dem Reime hervorgegangene Pflanze in allen wesentlichen Merkmalen mit ihren Eltern übereinstimmt, also mit denjenigen Individuen, deren Samenknospen und Pollen bei der Zeugung beteiligt waren. In der Regel sind ja die Eltern einander gleich, insofern es Individuen einer und derselben Species sind. Diese Vererbung erstreckt sich nicht nur auf alle wichtigen specifischen Charaktere, sondern auch oft auf die geringfügigsten Merkmale. Es gehen von den Eltern auf die Nachkommen über alle die normalen Gestalts- und Größenverhältnisse der Organe, die Eigentümlichkeiten des inneren Baues, die Fähigkeiten zu eigenartigen stofflichen Bildungen, die Zeit und Dauer der Entwicklungsperioden, die Anpassungen an äußere Verhältnisse, wie an Standort, Boden, Klima u., ja sogar oft krankhafte Charaktere, wie z. B. gewisse Mißbildungen in den Blättern, Blüten und Früchten, die Panachierung der Blätter (S. 199) u.

Aber auch bei den Pflanzen tritt die Erscheinung der Variation auf, welche darin besteht, daß unter gleichen äußeren Einflüssen, also anscheinend ohne alle äußere Ursache, an einzelnen oder vielen Nachkommen einer Pflanze neue



Merkmale sich zeigen. Diese betreffen am häufigsten Form und Farbe der Blätter, Farbe der Blüten, Größe, Form, Farbe und Geschmack der Früchte, auch wohl Zeit und Dauer der Entwicklungsperiode der Pflanze. Ein durch Variation erworbenes neues Merkmal kann bei Fortpflanzung durch Samen sich erhalten. Wir haben auf diese Weise die erblichen Varietäten oder Spielarten unserer Kulturpflanzen gewonnen. Häufiger jedoch verlieren sich bei fortgesetzter Kultur aus Samen die neuen Merkmale wieder und die Pflanze nimmt wieder den Charakter der Stammform an. So gehen besonders die edlen Obstsorten bei Fortpflanzung durch Samen stets auf die wilde Stammform zurück, man kann sie deshalb nur durch vegetative Vermehrung, nämlich durch Pfropfen (S. 212) erhalten. Während beim Variieren die neuen Merkmale gewöhnlich an den aus Samen hervorgehenden Pflanzen auftreten, kommt auch der Fall vor, daß nur einzelne Knospen oder Triebe einer Pflanze mit neuen Merkmalen erscheinen, was man Knospenvariation nennt. So entwickeln sich manchmal einzelne Blüten in anderer Farbe als die übrigen desselben Stodes, oder einzelne Triebe kommen mit panachierten Blättern zum Vorschein; die Baumvarietäten mit zerschlitzten Blättern bringen manchmal einzelne Triebe mit ungeteilten Blättern, wie an der Stammform, zur Entwicklung, wobei also ein Rückschlag auf die typische Form eingetreten ist. Wenngleich die Variation in erster Linie inneren Kräften der Pflanze entspringt, so ist doch ein gewisser Einfluß äußerer Factoren unleugbar. In der Gärtnerpraxis weiß man, daß die meiste Aussicht ist, Varietäten zu erzielen, wenn die Pflanzen in besonders gutem Boden oder in verschiedenartigen Bodenmischungen oder Düngungen kultiviert werden. Die Mohrrübe bringt auf unfruchtbarem Boden die dünne, holzige, zuckerarme Wurzel der wilden Form, nur auf gutem Gartenboden dicke, fleischige, zuckerreiche Wurzeln. Ferner hat man in einigen Fällen nachweisen können, daß die in verschiedenen Klimaten vorkommenden Varietäten wirklich durch die veränderten klimatischen Verhältnisse erzeugt sind. So ließ sich durch vergleichende Aussaaten eines und desselben Samens in Paris und Upsala beobachten, daß die lebhaftere Farbe der Blüten und die ansehnlichere Größe der Blätter in den nördlichen Breiten Folgen der längeren täglichen Beleuchtungsdauer daselbst sind. Wenn Samen süblicher Pflanzen in nördlichen Gegenden angebaut werden, so bilden sich Varietäten mit kürzerer Vegetationsdauer, die dadurch allmählich dem Klima sich anpassen. Oft vermag aber das veränderte Klima, der veränderte Boden u. in der ersten oder in den ersten Generationen die ursprünglichen Eigenschaften der Pflanze nicht gleich zu ändern. So können wir durch Anbau nördlicher Varietäten wegen der diesen eigenen kurzen Vegetationsdauer eine schnellere Reife und zeitigere Ernte erzielen. Ebenso lassen sich manche Getreidesorten, die in gewissen Gegenden wegen der dort vereint gegebenen günstigen Bedingungen entstanden sind, zunächst mit ziemlich denselben Eigenschaften auch in anderen Gegenden, denen jene Bedingungen fehlen, kultivieren. Aber bei fortgesetzter Inzucht von Samen gehen in

der neuen Gegend den Pflanzen nach einigen Generationen die vorteilhaften Eigenschaften wieder verloren, so daß man die letzteren nur durch Samenwechsel erhalten kann.

**Bastardbildung.** Geschlechtliche Zeugung ist auch zwischen zwei verschiedenen Arten oder Varietäten möglich. Die daraus hervorgehenden Nachkommen zeigen gewisse Merkmale beider Stammformen vereinigt; man nennt sie Bastarde, Mischlinge, Blendlinge oder Hybride. Bei den Phanerogamen ist dazu die Übertragung des Pollens der einen Species auf die Narbe der andern erforderlich, was künstlich, bisweilen aber auch auf natürlichem Wege geschieht. Zur Erzielung reiner Resultate ist es dabei notwendig, die Blüte ihrer eigenen Staubbeutel zu berauben, bevor dieselben aufgeprungen sind und sie auch weiter vor Zutritt fremden Pollens zu schützen. Die Kreuzung ist im allgemeinen nur zwischen systematisch einander nahe verwandten Pflanzenformen möglich, meist nur innerhalb einer Gattung. Die Neigung zur Bastardbildung ist in den einzelnen Familien sehr ungleich. Besonders leicht bastardieren die Salicineen (so sind von den 32 europäischen Weidenarten über 70 wildwachsende Bastarde bekannt), die Scrophularineen (besonders *Verbascum*), Solanaceen, Caryophyllaceen (namentlich die Gattungen *Dianthus*, *Lychnis*, *Silene*), Cacteen, Rosaceen (besonders *Rosa* und *Rubus*), *Onothereen* (namentlich *Epilobium*), Ranunculaceen, manche Compositen (vorzüglich *Cirsium*) zc., während Kreuzung gar nicht oder nur bei einzelnen Arten bekannt ist bei Gramineen (jedoch sind zwischen Weizenvarietäten, auch zwischen Weizen und Spelz, Weizen und *Aegilops* Bastarde erzielt worden), Papilionaceen (hier nur bei Bohnen, Erbsen, Wicken, zwischen *Medicago sativa* und *M. falcata*), Cruciferen (eine Ausnahme machen die leicht bastardierenden Arten von *Nasturtium*), Labiaten zc. In seinen Merkmalen hält der Bastard im allgemeinen die Mitte zwischen den Eltern, entweder so, daß die Merkmale der letzteren am Bastard wirklich vermengt sind, indem in Größe, Gestalt, Färbung der Teile wirkliche Mittelbildungen zustande kommen, oder so, daß das eine Merkmal vom Vater, das andere von der Mutter unverändert angenommen wird. Die Bastarde nahe verwandter Arten sind in ihren vegetativen Organen meist kräftiger als ihre Eltern, dagegen in ihren Fortpflanzungsorganen geschwächt, indem die Staubgefäße oft keinen gehörig ausgebildeten Pollen enthalten, oder auch ganz verkümmert sind, und die Samentknospen häufig fehlschlagen. Die Kreuzung eines Bastardes mit einer der beiden elterlichen Formen hat jedoch meist besseren Erfolg und es werden dadurch Nachkommen erzeugt, die der betreffenden Stammform ähnlicher sind.

Die Bestäubung einer Blüte mit dem Pollen einer andern Species oder Varietät hat bisweilen schon auf die dadurch erzeugte Frucht einen Einfluß. Solche sogenannte Mischfrüchte bilden sich bei Kreuzungen von Maisorten mit verschiedenfarbigen Körnern; die geernteten Kolben haben dann außer Körnern, die der Mutterpflanze gleich gefärbt sind, auch solche, an denen die Far-

ben des Vaters vertreten sind. Analoge Erscheinungen kommen an Äpfeln vor, wo die Farbenzeichnung Mischungen der beiden elterlichen Formen zeigt.

Auch auf vegetativem Wege, nämlich durch Pfropfung, werden Merkmale der einen Pflanzenform auf eine andere übertragen. Es entstehen dadurch sogenannte Pfropfhybride. Wenn man Reiser mit panachierten Blättern auf eine nicht panachierte Pflanze pflanzt, so bekommen häufig die neuen Triebe der letzteren ebenfalls gefleckte Blätter. Auch übertragen sich Merkmale der Unterlage auf das Pfropfreis; der *Cytisus Adami* der Gärtner ist entstanden aus einer Knospe von *Cytisus purpureus*, welche auf *Cytisus Laburnum* gepfropft worden ist. Bekannt sind auch die Kartoffel-Pfropfhybride, durch die man neuerdings die guten Eigenschaften zweier Sorten zu vereinigen trachtet. Man schneidet den Knollen alle Augen aus, setzt in einen Ausschnitt ein genau passendes Stück mit Augen der anderen Knolle ein und bindet es mittels Bast fest, oder man zerschneidet die schon angetriebenen Knollen in zwei mit Schößlingen versehene Teile und legt die Schnittflächen je zweier Sorten mittels eines festen Verbandes aneinander. Die neuen Knollen, die aus solcher Saat geerntet werden, zeigen dann oft die verschiedene Farbe, Gestalt und Größe der beiden Stammformen vermischt.

# Sachregister.

## A.

Ableger 211.  
 Abmähen 68.  
 Abseiler 211.  
 Absorptionsercheinungen 9, 118.  
 Absorptionskräfte des Bodens 86.  
 Absteigender Saftstrom 153.  
 Absynthin 183.  
 Abweiden 68.  
 Acetamid 134.  
 Achroodextrin 178.  
 Aconitin 190.  
 Acontsäure 185.  
 Apfelsäure 184.  
 Asculin 183.  
 Ätherische Öle 71, 188.  
 Albumin 191.  
 Neuronförner 157, 193.  
 Algen 126.  
 Alkaloide 71, 190.  
 Alkoholbildung 207.  
 Alantoin 197.  
 Aloëbitter 183.  
 Aloin 183.  
 Aluminium 70, 150.  
 Ameisensäure 184.  
 Amid 197.  
 Amidverbindungen 72.  
 Ammoniakgummi 189.  
 Ammoniaksalze 120.  
 Amöbide Bewegung 14.  
 Amygdalin 182.  
 Amylobextrin 178.  
 Amyloid 159, 173.  
 Amylum 175.  
 Animalische Düngemittel 133.  
 Anthere 216.  
 Antherbien 214.  
 Anthocyan 200.  
 Anthoxanthin 200.  
 Anticlinen 36.  
 Appressorien 67.  
 Arabisches Gummi 180.

Archegonien 214.  
 Arrow-Root 176.  
 Arsen 70.  
 Asand 189.  
 Asche 70.  
 Asparagin 134, 197.  
 Assimilation 110, 151.  
 Assimilation der Kohlensäure 113.  
 Assimilationsorgane 115.  
 Assimilationsprodukte, Transport der 152.  
 Assimilationsstärke 114.  
 Atmung 204.  
 Atmung, intramoleculare 207.  
 Atropin 190.  
 Aufsaugung 78.  
 Aufschließende Kraft 86.  
 Ausläufer 211.  
 Ausläuferförmige Wurzelsäcke 211.  
 Ausscheidung von ätherischen Ölen und Balsamen 167.  
 Auswanderung der Reservestoffe 154.  
 Autonome Bewegung 47.  
 Autophagie 132.  
 Auxanometer 37.

## B.

Bakteroiden 128, 193.  
 Balanophoren 140.  
 Balbianisäure 185.  
 Barium 70.  
 Basaler Vegetationspunkt 36.  
 Bastarbbildung 231.  
 Bastarbe 231.  
 Bastfasern 21.  
 Bastparenchymzellen 164.  
 Bastring 23.  
 Baustoffe 151.  
 Befruchtung 213.  
 Befruchtungsschlauch 214.  
 Benzoe 189.  
 Bernsteinsäure 185.  
 Bestäubung 221.  
 Bestochung 68.  
 Betain 197.

- Bewegungen 46.  
 do. , amöboide 14.  
 do. , autonome 47.  
 do. , der Chlorophyllkörner 13.  
 do. , der Ranken 55.  
 do. , des Protoplasmas 12.  
 do. , hygroscopische 46, 64.  
 do. , induzierte 47.  
 do. , paratonische 47.  
 do. , periodische 50.  
 do. , spontane 47.

- Bewurzelung 67.  
 Biegungsfestigkeit 19.  
 Bilateralität 66.  
 Bittere Extraktstoffe 183.  
 Bittermandelöl 182.  
 Bitterstoffe 183.  
 Blattgrün 197.  
 Blatttrippen 92.  
 Blattflecklinge 212.  
 Blausäure 182.  
 Blei 70.  
 Bleichsucht 149, 199.  
 Blendlinge 231.  
 Blüten 215.  
 do. , Dimorphismus der 222.  
 do. , eingeschlechtliche 221.  
 do. , hermaphrodite 221.  
 Blütenstaub 216.  
 Blumenblätter 215.  
 Blumengelb 200.  
 Blumenuhr 50.  
 Blut 120.  
 Blüten 95.  
 Boden, Absorptionskräfte des 86.  
 do. , Wassergehalt des 45, 90.  
 Bor 70.  
 Borneokampfer 189.  
 Brasilin 202.  
 Brom 70, 150.  
 Brucin 190.  
 Brutknospen 210, 211.  
 Brutzwiebeln 211.  
 Büschelwurzeln 82.  
 Bulbillen 211.  
 Butter säuregährung 208.

## C.

- Cacaobutter 187.  
 Calcium 70, 109, 147.  
 Callus 65.  
 Cambiformzellen 164.  
 Cambiumring 36.  
 Catechugerbsäure 186.  
 Cellulose 159, 171.  
 Cellulose-Gruppe 171.  
 Champignonbrut 210.  
 Chelidonsäure 184.

- Chemische Eigenschaften 69.  
 do. , Reize 15, 56.  
 Chilisalpeter 120.  
 Chinagerbsäure 186.  
 Chinidin 190.  
 Chintin 190.  
 Chlor 70, 109, 144.  
 Chlorcalcium 144.  
 Chloride 144.  
 Chloralkali 144, 146.  
 Chlormagnesium 144.  
 Chlornatrium 144, 150.  
 Chlorophyll 115, 197.  
 Chlorophyllan 114, 199.  
 Chlorophyllhaltige Humusbewohner 138.  
 do. , Parasiten 140.  
 Chlorophyllinsäure 199.  
 Chlorophyllkörner 115, 198.  
 do. , Bewegungen der 13.  
 Chlorophylllose Humusbewohner 138.  
 do. , Pflanzen 131.  
 do. , Schmarotzerpflanzen 139.

- Cholesterin 197.  
 Chromatophoren 193, 198.  
 Chromogene 202.  
 Chromoplasten 198.  
 Cinchonidin 190.  
 Cinchonin 190.  
 Citronenöl 189.  
 Citronensäure 184.  
 Circumnutation 48.  
 Cobalt 190.  
 Coffein 190.  
 Colchicin 190.  
 Coleorhiza 156.  
 Collenchym 23.  
 Concentration 84, 90.  
 Coniferin 183.  
 Coniferylalkohol 183.  
 Copaviabalsam 189.  
 Copal 189.  
 Copulation 213.  
 Cotyledonen 156, 226.  
 Cumarin 189.  
 Curve des Wachstums 38.  
 Cuscutaceen 140.  
 Cuticularisierung 174.  
 Cuticularsubstanz 174.  
 Cutin 174.

## D.

- Dammarharz 189.  
 Daturin 190.  
 Dauergewebe 6, 32.  
 Deckblätter 215.  
 Dehnbarkeit 26.  
 Dextrin 177.  
 Dextrose 180.

Diageotropismus 60.  
 Diapheliotropismus 61.  
 Diastase 196.  
 Dichogamie 222.  
 Digitalin 183.  
 Dimorphismus der Blüten 222.  
 Diösch 221.  
 Diosmose 15.  
 Doppelbrechung 9.  
 Drachenblut 189.  
 Drehung 46.  
 Druck 46.  
 Druckfestigkeit 19.  
 Druckkraft 94.  
 Druckspannung 27.  
 Drüsen 168.  
 Düngemittel, animalische 133.  
   do., kalihaltige 146.  
   do., kalkhaltige 147.  
   do., phosphorsäurehaltige 143.  
   do., stickstoffhaltige 133.  
   do., vegetabilische 133.  
 Dunkelstarre 53.  
 Durchleuchtung 8.

## E.

Edelreis 212.  
 Eichengerbsäure 186.  
 Eihülle 220.  
 Eifern 220.  
 Einflüsse, mechanische 67.  
 Eingeflechtliche Blüten 221.  
 Einhäufig 221.  
 Eisen 70, 109, 149.  
 Eisensalze 149.  
 Eiweißstoffe 72, 190.  
   do., unverdauliche 192.  
   do., verdauliche 191.  
 Eizelle 213, 220.  
 Elementarorgane 1.  
 Elemente 69.  
 Elementharz 189.  
 Elternlose Zeugung 210.  
 Embryo 221.  
 Embryonkugeln 220.  
 Embryosack 220.  
 Emulsin 196.  
 Endophyte Parasiten 139.  
 Endosperm 155, 221, 226.  
 Endprodukte des Stoffwechsels 167.  
 Endständiger Vegetationspunkt 32.  
 Entgypeln 68.  
 Enzianbitter 183.  
 Epidermis 74, 87.  
 Epigäe Keimung 226.  
 Epinastie 44.  
 Epiphyte Parasiten 139.  
 Erdbodenalgen 126.

Ernährung 72.  
 Erythrodertrin 178.  
 Erythrophyll 114, 199.  
 Essigsäure 185.  
 Essigsäuregährung 208.  
 Etiollement 198.  
 Etiolieren 43.  
 Etiolin 198.  
 Euphorbienharz 189.  
 Excremente 120.  
 Exine 217.  
 Extraktivstoffe 71.  
   do., bittere 183.

## F.

Fäulnis 208.  
 Fäulnisbakterien 132.  
 Fäulnisbewohner 131.  
 Färbenercheinungen 9.  
 Farbhölzer 202.  
 Farbstoffe 72, 197.  
   do., der Hölzer 202.  
 Farbstoffkörper 198.  
 Faulige Gährung 208.  
 Federharz 190.  
 Fenchelöl 189.  
 Fermente 72, 196.  
   do., fäuleumbildende 196.  
 Festigkeitsmodul 26.  
 Festigung 18.  
 Fette 161, 187.  
 Fette Säuren 187.  
 Fetttes Öl 159, 187.  
 Fibronasalsfränge 91.  
 Fichtenharz 189.  
 Filamentum 216.  
 Fischguano 120.  
 Flachsseide 140.  
 Fleischverdauende Pflanzen 141.  
 Flüchtige Öle 188.  
 Fluor 70, 150.  
 Formaldehyd 120.  
 Fortpflanzung durch Reime 212.  
 Fortpflanzungsorgane 212.  
 Fraginin 188.  
 Frucht 221.  
 Fruchtnoten 218.  
 Fruchtkörper 214.  
 Fruchtzucker 181.  
 Frühlingsholz 94.  
 Frühlingsholz 40.  
 Funiculus 220.  
 Fumar säure 185.

## G.

Gährung 207.  
   do., faulige 208.  
 Galläpfelgerbsäure 186.

Gallusgerbsäure 186.  
 Galvanotropismus 63.  
 Gasaustausch 72.  
 Gasförmige Nahrungsstoffe 72.  
 Gebirgshöhe 67.  
 Gefäßbündel 91.  
 Gefäße 101.  
 Gelbsucht 149, 199.  
 Gemente 52.  
 Gemeiner Zucker 181.  
 Geotaktisch 15.  
 Geotropisch 57.  
 Geotropismus 56.  
     do. , negativer 59.  
     do. , positiver 59.  
 Gerbsäure 186.  
 Gerbstoffe 186.  
 Geschlechtliche Reife 224.  
     do. Zeugung 213.  
 Geschlechtsorgane 213.  
 Geschlechtszellen 213.  
 Gesetz des Minimums 110.  
 Getreide, Lagern des 26.  
 Gewebe, mechanische 19.  
 Gewebespannungen 27.  
 Gewebe, wasserleitende 93.  
 Giftpflanzen 190.  
 Gips 142, 147.  
 Gleitbewegung 15.  
 Gliadin 191.  
 Globulide 157, 193.  
 Glutamin 197.  
 Gluten-Casein 192.  
 Gluten-Fibrin 191.  
 Glycerin 187.  
 Glycyrrhizin 183.  
 Glykoll 134.  
 Glykose 161, 180.  
 Glykofide 71, 182.  
 Granulose 175.  
 Griffel 218.  
 Gründüngung 120.  
 Guajakharz 189.  
 Guanin 134, 197.  
 Guano 143.  
 Gummi 178.  
     do. , arabisches 180.  
 Gummi elasticum 190.  
 Gummigänge 168, 179.  
 Gummigutti 189.  
 Gummiharze 189.  
 Gummi im Schuß- und Kernholz 179.  
 Gummilack 189.  
 Gummischläuche 170, 179.  
     H.  
 Haematopylin 202.  
 Haftballen 67.

Hanföl 187.  
 Hanfwürger 140.  
 Harnsäure 134.  
 Harnstoff 133.  
 Harze 71, 189.  
 Harzgänge 168.  
 Hauptwurzel 82.  
 Hauttorien 67, 139, 140, 141.  
 Hautschicht 11.  
 Heliotropismus 60.  
     do. , negativer 61.  
     do. , positiver 61.  
 Herbstholz 94.  
 Hermaphrodite Blüten 221.  
 Hippursäure 134.  
 Hölzer, Farbstoffe der 202.  
 Hoftüpfel 106.  
 Holz 91.  
 Holzgummi 174.  
 Holzkörper 21.  
 Holzparenchym 104, 166.  
 Holzring 22.  
 Holzstoff 174.  
 Holzzellen 21.  
 Honigabsonderung 167.  
 Hopfenbitter 183.  
 Humus 131, 134.  
 Humusbewohner 131.  
     do. , chlorophyllhaltige 138.  
     do. , chlorophylllose 138.  
 Humustheorie 111.  
 Humuszehrer 131.  
 Hyaloplasma 11.  
 Hybride 231.  
 Hydrotropismus 15, 63.  
 Hygroscopische Bewegungen 46, 64.  
 Hypocypamin 190.  
 Hypochlorin 199.  
 Hypogäe Keimung 226.  
 Hyponastie 44.  
 Hypoganthin 197.  
     J.  
 Jahresringe 36.  
 Jamin'sche Kette 103.  
 Japankampfer 189.  
 Jauhe 120.  
 Illegitime Verbindung 222.  
 Imbibition 10.  
 Indican 202.  
 Indigblau 202.  
 Indigglucin 202.  
 Indigo 202.  
 Inducierte Bewegung 47.  
 Inkrustierende Substanz 173.  
 Innere Secretionen 168.  
 Insectenblütler 222.  
 Insectenfang 132, 141.

Insectenfressende Pflanzen 141.  
 Integumentum 220.  
 Intercalarer Vegetationspunkt 36.  
 Interzellulargänge 73.  
 Intine 218.  
 Intramoleculare Atmung 207.  
 Inulin 161, 178.  
 Iod 70, 150.

## A.

Aältestarre 55.  
 Äpfelkoffe 191.  
 Kaffeegerbsäure 186.  
 Alinit 142, 146.  
 Alkalische Düngemittel 146.  
 Alalpflanzen 146.  
 Alkal, phosphorsaures 146.  
 Alkalische 145.  
 Alkal, schwefelsaures 146.  
 Aluminium 70, 109, 145.  
 Alkal 147.  
 do. tohlensaurer 147.  
 Alkalgalat 183.  
 Alkal, phosphorsaurer 143, 147.  
 do., salpetersaurer 147.  
 Alkalische 147.  
 Alkal, schwefelsaurer 147.  
 Amillenöl 189.  
 Amphiphenarten 189.  
 Kartoffelknollen 160.  
 Argemone 5.  
 Aushül 190.  
 Reimbläschen 220.  
 Reimbauer 229.  
 Reime 212.  
 Reimfähigkeit 228.  
 Reimkraft 228.  
 Reimling 156, 221.  
 Reimmund 220.  
 Reimruhe 228.  
 Reimschlauch 224.  
 Reimung 224.  
 do., epigäe 226.  
 do., hypogäe 226.  
 Reimungsbedingungen 229.  
 Reimungsproceß 224.  
 Reimungstemperatur, Optimum der 41.  
 Reimung, Temperaturgrenze der 41.  
 Reib 215.  
 Reibblätter 215.  
 Kernfäden 5.  
 Kernholz 94, 107, 179.  
 Kernkörperchen 4.  
 Kernplatte 5.  
 Kernstellung 5.  
 Kernholz 188.  
 Kieselpflanzen 144.  
 Kieselsäure 144.

Kieselstele 145.  
 Kiefer 191.  
 Kieberteinstoffe 191.  
 Kieberticht 157.  
 Kieseläure 183.  
 Kieselste 140.  
 Kiebertürger 140.  
 Kieselste 57.  
 Kieselsteigkeit 18.  
 Kieselsteöl 189.  
 Knochen 143.  
 Knochenmehl 120, 143.  
 Knochen 159, 211.  
 Knochenkern 220.  
 Knochenknollen 211.  
 Knochenvariation 230.  
 Knochenknollen 211.  
 Kobalt 70.  
 Kohlenhydrate 71, 171.  
 Kohlenäure 112.  
 do., Assimilation der 113.  
 Kohlenäurer Kalk 147.  
 Kohlenstoff 69, 109, 111.  
 Kohlenwasserstoffe 188.  
 Kolophonium 189.  
 Kompaßpflanzen 63.  
 Kompost 120.  
 Kontaktreize 55.  
 Kontaktwirkungen 67.  
 Korkschicht 89.  
 Korkstoff 174.  
 Kräfte, organbildende 64.  
 Kreatin 134.  
 Kreuzung 222.  
 Krümelzucker 180.  
 Krümmung 46.  
 Kryptogamen 212.  
 Kryptalloide 157, 160, 193.  
 Kümmeöl 189.  
 Kupfer 70.

## L.

Längsspannung 27.  
 Laevulose 181.  
 Lagern des Getreides 26.  
 Landpflanzen 79.  
 Lavenöl 189.  
 Legitime Verbindung 222.  
 Legumin 192.  
 Leguminosen, Symbiose der 128.  
 Leimzotten 167.  
 Leimöl 187.  
 Leitgefäße 101.  
 Lenticellen 77.  
 Leuchten 9.  
 Leucin 134, 197.  
 Leukoplasten 198.  
 Libriformzellen 21.



Sicht 8, 13, 14, 26, 42, 52, 55, 60, 66,  
77, 90, 117, 198.  
Siebig'sche Theorie 111.  
Siginin 174.  
Sipochrom 200.  
Sithium 70.  
Säulige Stärke 177.  
Longitudinal-Geotropismus 59.  
Soranthaceen 140.  
Luftdruck 208.  
Luftfeuchtigkeit 44, 209.  
Luft, Wasserdampfgehalt der 66, 90.  
Lupinin 183.  
Lupulin 183.

## M.

Männliche Zelle 213.  
Magnesiakalze 148.  
Magnesium 70, 109, 148.  
Mastosporen 215.  
Maltose 181.  
Malz 177.  
Mangan 70, 150.  
Manna 182.  
Mannit 182.  
Marsstrahlen 106, 166.  
Mastig 189.  
Mechanische Einflüsse 67.  
do. Gewebe 19.  
Mebium 66.  
Melonsäure 185.  
Melezitose 181.  
Melitose 181.  
Mergel 147.  
Meristem 4, 32.  
Mesophyll 74, 115.  
Mecellen 10.  
Micropyle 220.  
Mitrosomen 65.  
Mitosporen 215.  
Milchsäuregährung 208.  
Milchsaft 169, 190.  
Milchsafttröhren 169.  
Mineralische Nährstoffe 142.  
Minimum, Gesetz des 110.  
Mischfrüchte 231.  
Mischlinge 231.  
Mistel 140.  
Mohnöl 187.  
Molecularstruktur 10.  
Monocisch 221.  
Mooskapsel 214.  
Morin 202.  
Morphium 190.  
Moose 126.  
Mucebin 191.  
Muscabutter 187.  
Mutterzelle 5.

Mycelium 79.  
Mycorrhiza 136.  
Mytose 181.  
Myronsäure 182.  
Myrosin 196.  
Myrrha 189.  
Myzomaden 14.

## N.

Nabelstrang 220.  
Nachstellung 50.  
Nährstoffe 107.  
do., mineralische 142.  
Nahrungsaufnahme 72.  
Nährungsstoffe, gasförmige 72.  
Narbe 218.  
Narcotin 190.  
Narcotin 190.  
Natrium 70, 150.  
Natronsalze 150.  
Nectarien 167, 222.  
Negativer Geotropismus 59.  
do. Heliotropismus 61.  
Negative Spannung 27.  
Nesselöl 189.  
Nessgefäße 101.  
Nidel 70.  
Nitrate 120.  
Nucleine 192.  
Nucleolen 4.  
Nucleus 4.  
Nutationen 47.  
Nutation, pendelartige 48.  
do., revolute 48.

## O.

Oberhautsecretionen 167.  
Ocullieren 212.  
Öle, ätherische 71, 188.  
do., fette 159, 187.  
do., flüchtige 188.  
Ölfrüchte 187.  
Ölgänge 168.  
Olein 187.  
Oleinsäure 187.  
Ölivenöl 187.  
Opium 190.  
Optimum der Keimungstemperatur 41.  
Optische Eigenschaften 8.  
Orangenblütenöl 189.  
Organbildende Kräfte 64.  
Organische Säuren 183.  
do. Stickstoffverbindungen 133.  
do. Substanz 70.  
do. Verbindungen als Nahrungs-  
mittel 131.  
Orobanchaceen 140.  
Ortsbewegungen 14.

Ovarium 218.  
 Ovula 218.  
 Oxalsäure 183.

## P.

Paarung der Schwärmsporen 213.  
 Palissadengewebe 115.  
 Palissadenzellen 73.  
 Palmenfette 187.  
 Palmitine 187.  
 Palmitinsäure 187.  
 Panachierte Pflanzen 199.  
 Papaverin 190.  
 Parasit 132.  
 Parasiten, chlorophyllhaltige 140.  
 Parasitische Pilze 139.  
 Parasitismus 132, 139.  
 Paratonische Bewegung 47.  
 Parenchymzellen 21.  
 Pectinförper 180.  
 Pendelartige Rotation 48.  
 Pepsin 196.  
 Peptone 196.  
 Periclinen 36.  
 Periode des Wachstums 38.  
 Periodische Bewegungen 50.  
 Perubalsam 189.  
 Peruguano 120.  
 Pfahlwurzel 82.  
 Pfeffermünzöl 189.  
 Pflanzenbasen 190.  
 Pflanzencaseine 191.  
 Pflanzenetweiss 191.  
 Pflanzenfette 71.  
 Pflanzenfibrin 191.  
 Pflanzen, fleischverdauende 141.  
 Pflanzengallerte 180.  
 Pflanzen, insectenfressende 141.  
 Pflanzenleim 191.  
 Pflanzenschleime 178.  
 Pflanzensstoffe 71, 150.  
 Pflanzenzellen 1.  
 Pfropfen 212.  
 Pfropfhybride 232.  
 Phanerogamen 212.  
 Phanerogamen, saprophyte 133.  
 Phlobaphene 202.  
 Phloem 162.  
 Phloribain 183.  
 Phosphor 70, 109, 143.  
 Phosphorite 143.  
 Phosphorsäure 143.  
 Phosphorsäurehaltige Düngemittel 143.  
 Phosphorsaurer Kalk 143, 147.  
 Phosphorsaures Kali 146.  
 Phototaktisch 15.  
 Phototonus 53.  
 Phyllocyanin 199.

Phylloganthin 199.  
 Pilzcellulose 172.  
 Pilze, parasitische 139.  
 do., saprophyte 132.  
 Pilzwurzel 136.  
 Pistill 216, 218.  
 Plasma 4.  
 Plasmobien 14.  
 Plasmamembran 11.  
 Plasmolyse 18.  
 Plastin 192.  
 Plumula 156, 226.  
 Rollenhaut 217.  
 Pollenförner 216.  
 Pollensäcke 216.  
 Pollenschlauch 220.  
 Populin 183.  
 Positiver Geotropismus 59.  
 do., Heliotropismus 61.  
 Positive Spannung 27.  
 Primordialgefäße 100.  
 Primordialschlauch 4.  
 Procambiumzellen 101.  
 Prosenchymzellen 19.  
 protandrisch 222.  
 Proteinförner 193.  
 Proteinstoffe 72, 190.  
 protogynisch 222.  
 Protoplasma 4, 192.  
 do., Bewegungen des 12.  
 Pseudozucker 182.

## Q.

Quastenbitter 183.  
 Quecksilber 70.  
 Quellung 11, 224.  
 Querspannung 27.

## R.

Rafflesiaceen 140.  
 Ranken, Bewegungen der 55.  
 Raphiden 183.  
 Rapsöl 187.  
 Regenwasser 83.  
 Reife, geschlechtliche 224.  
 Reizbewegungen 47, 53.  
 Reize, chemische 15, 56.  
 Reservestoffe 155.  
 do., Auswanderung der 154.  
 do., der Samen 155.  
 do., der überwinternden Organe 159.  
 do., für Bast- und Holzwurzel 161.  
 Respiration 204.  
 Revolutive Rotation 48.  
 Rheotropismus 15, 63.  
 Rhinanthaceen 141.

Rhizinen 79.  
 Rhizobium 128.  
 Rhizome 159.  
 Riechstoffe 188.  
 Rindenfarbstoffe 202.  
 Ringgefäße 101.  
 Rohrzucker 161, 181.  
 Rohrzucker-Gruppe 181.  
 Rosenöl 189.  
 Rosmarinöl 189.  
 Rubidium 70.  
 Rüben 159.  
 Rübenzucker 181.  
 Rückschlag 230.  
 Ruheperiode 40.  
 S.  
 Saccharose 181.  
 Säuren, fette 187.  
   do., organische 183.  
   do., vegetabilische 71, 183.  
 Safräume 4.  
 Saftsteigen 96.  
 Saftstrom, absteigender 153.  
 Sago 176.  
 Salicin 183.  
 Salpeterpflanzen 123.  
 Salpetersäure 120.  
 Salpetersaurer Kalk 147.  
 Salzpflanzen 144, 150.  
 Samen 212.  
 Samenblätter 226.  
 Samenfaden 214.  
 Samentknochen 218, 220.  
 Samenpflanzen 213.  
 Samen, Reservestoffe der 125.  
 Samenschale 221.  
 Sandkulturen 109.  
 Santalaceen 141.  
 Santalin 202.  
 Saprophyten 131.  
 Saprophyte Phanerogamen 133.  
 Saprophyte Pilze 132.  
 Saprophytismus 131, 132.  
 Sauerstoff 44, 55, 69, 109, 111, 208.  
 Saugkraft 94, 97.  
 Saugorgane 140, 228.  
 Saugwurzel 79.  
 Schattenblätter 66.  
 Schichtung 11.  
 Schildchen 156, 228.  
 Schimmelpilze 132.  
 Schlafbewegungen 50.  
 Schleimharze 189.  
 Schleimzucker 181.  
 Schließzellen 74.  
 Schlingpflanzen 48.  
 Schmarotzer 132.

Schmarotzerpflanzen, Chlorophylllose 139.  
 Schußgummi 179.  
 Schußholz 179.  
 Schwämbewegung 14.  
 Schwärmsporen 14.  
   do., Paarung der 213.  
 Schwammparenchym 74, 115.  
 Schwammzucker 181.  
 Schwefel 70, 109, 142.  
 Schwefelallyl 189.  
 Schwefelcyanallyl 189.  
 Schwefelhaltige ätherische Öle 189.  
 Schwefelsäure 142.  
 Schwefelsaurer Kalk 147.  
 Schwefelsaures Ammoniak 142.  
   do., Kalk 146.  
 Schweißgewebe 27.  
 Schwerkraft 15, 43, 57, 65.  
 Sclerenchymzellen 21.  
 Scutellum 228.  
 Secretbehälter 168.  
 Secrete 167.  
 Secretionen 167.  
   do., innere 168.  
 Secretschläuche 169.  
 Seide 140.  
 Seidenarten 140.  
 Settenwurzeln 82.  
 Selbstbestäubung 222.  
 Selbstleuchten im Dunkeln 9.  
 Selen 70.  
 Senföl 182, 189.  
 Sexualität 213.  
 Sexualorgane 213.  
 Siebplatten 163.  
 Siebporen 163.  
 Siebröhren 163, 193.  
 Siebteil 162.  
 Silber 70.  
 Silicate 145.  
 Silicium 70, 109, 144.  
 Sinitrin 178.  
 Solanin 182.  
 Sonnenblumenöl 187.  
 Sorebien 210.  
 Spaltöffnungen 74, 88.  
 Spannung, negative 27.  
   do., positive 27.  
 Spermatien 214.  
 Spermatozoiden 14, 214.  
 Sphärokrystalle 178.  
 Spielarten 230.  
 Spiralgefäße 101.  
 Spitzenwachstum 32.  
 Splint 94, 107.  
 Spontane Bewegung 47.  
   do., Zeugung 210.  
 Sporangien 214.

Sporen 212.  
 Sporenpflanzen 213.  
 Sprossung 210.  
 Stärkebildner 176.  
 Stärkebildung, transitorische 155.  
 Stärkcellulose 175.  
 Stärkergummi 177.  
 Stärketeilester 175.  
 Stärkeförner 175.  
 Stärke, lösliche 177.  
 Stärkemehl 157, 160, 175.  
 Stärkering 162.  
 Stärkeschlebe 162.  
 Stärkeumbildende Fermente 196.  
 Stallmist 120.  
 Stamina 216.  
 Standortformen 66.  
 Starrezustand 47.  
 Staubbeutel 216.  
 Staubblätter 216.  
 Staubfaden 216.  
 Staubgefäße 216.  
 Stearine 187.  
 Stearinsäure 187.  
 Stecklinge 211.  
 Stempel 216, 218.  
 Stickstoff 69, 109, 111, 120.  
 Stickstoffanreicherung 126.  
 Stickstoff der Luft 124.  
 Stickstoffhaltige Düngemittel 133.  
 Stickstoffverbindungen, organische 133.  
 Stigma 218.  
 Stoffwanderung 152.  
 Stoffwechsel 69.  
   do. Endproducte des 167.  
 Stomata 74.  
 Storaq 189.  
 Stoßreize 54.  
 Streifung 11.  
 Strontium 70.  
 Strychnin 190.  
 Suberin 174.  
 Substanz, inkrustierende 173.  
 Superphosphat 143.  
 Symbiose 132.  
   do. der Leguminosen 128.  
 Synanthrose 181.

### T.

Tagesperiode 42.  
 Tagmen 10.  
 Tagstellung 50.  
 Tannin 186.  
 Tau 83.  
 Teilung 210.  
 Teilungsgewebe 4, 32.  
 Temperatur 40, 52, 55, 63, 85, 90, 118,  
 199, 209.

Frank, Pflanzenphysiologie.

Temperaturgrenze der Reimung 41.  
   do. des Wachstums 40.  
 Terminaler Vegetationspunkt 32.  
 Terpentin 189.  
 Terpentinsöl 188.  
 Thallium 70.  
 Thebain 190.  
 Thein 190.  
 Thermische Eigenschaften 9.  
 Thermotropismus 63.  
 Thomasschlacke 143.  
 Thyllen 107.  
 Tierblütler 222.  
 Titan 70.  
 Tochterzellen 5.  
 Tolubalsam 189.  
 Torfionen 46, 48.  
 Tracheen 101.  
 Tracheiden 106.  
 Traganthgummi 180.  
 Tragmobul 26.  
 Transitorische Stärkebildung 155.  
 Transpiration 87.  
 Transport der Assimilationsproducte 152.  
 Transversal-Geotropismus 60.  
 Transversal-Heliotropismus 61.  
 Traubenzucker 180.  
 Traubenzucker-Gruppe 180.  
 Trockensubstanz 70.  
 Trüpfel 106.  
 Trüpfelgefäße 101.  
 Turgescenz 18.  
 Turgescenzbewegungen 46.  
 Turgor 15, 18.  
 Tyrosin 134, 197.

### U.

Umfegungstoffe 152, 155.  
 Unträuter 126.  
 Unterlage 212.  
 Unverdauliche Eiweißstoffe 192.  
 Urzeugung 210.

### V.

Vacuolen 4.  
 Vanillin 183.  
 Variation 229.  
 Varietäten 230.  
 Vegetabilische Düngemittel 133.  
   do. Säuren 71, 183.  
 Vegetationspunkt 4, 31.  
   do. , basaler 36.  
   do. , endständiger 32.  
   do. , intercalärer 36.  
   do. , terminaler 32.  
 Vegetationsring 31.  
 Vegetative Vermehrung 210.  
 Veratrin 190.